

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Hubert MONTAGNER

Maître-Assistant à la Faculté des Sciences

Première thèse :

LE MÉCANISME ET LES CONSÉQUENCES
DES COMPORTEMENTS TROPHALLACTI-
QUES CHEZ LES GUÊPES DU GENRE VESPA

Deuxième thèse : Proposition donnée par la Faculté : CONTRIBUTION A
L'ÉTUDE DU DÉTERMINISME DES CASTES CHEZ
LES GUÊPES DU GENRE VESPA.

Soutenues le 14 Juin 1966 devant la Commission d'examen

MM. B. CONDE..... *Président*

M. VUILLAUME.....	}	<i>Examineurs</i>
R. CHAUVIN		
G. RICHARD		

PÉRIGUEUX

IMPRIMERIE P. FANLAC

12, rue Professeur-Peyrot

1966



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41555802_0003

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE NANCY

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Hubert MONTAGNER

Maître-Assistant à la Faculté des Sciences

Première thèse :

LE MÉCANISME ET LES CONSÉQUENCES
DES COMPORTEMENTS TROPHALLACTI-
QUES CHEZ LES GUÊPES DU GENRE VESPA

Deuxième thèse : Proposition donnée par la Faculté : CONTRIBUTION A
L'ÉTUDE DU DÉTERMINISME DES CASTES CHEZ
LES GUÊPES DU GENRE VESPA.

Soutenues le 14 Juin 1966 devant la Commission d'examen

MM. B. CONDE.....	<i>Président</i>
M. VUILLAUME.....	} <i>Examineurs</i>
R. CHAUVIN	
G. RICHARD	

PÉRIGUEUX
IMPRIMERIE P. FANLAC

12, rue Professeur-Peyrot

1966

UNIVERSITÉ DE NANCY

FACULTÉ DES SCIENCES

<i>Doyen</i>	M. AUBRY.
<i>Assesseur</i>	M. GAY.
<i>Doyens honoraires</i>	MM. CORNUBERT, DELSARTE, URION, ROUBAULT.
<i>Professeurs honoraires</i>	MM. CROZE, RAYBAUD, LAFITTE, LERAY, JOLY, LAPORTE, EICHHORN, GODEMENT, DUBREUIL, L. SCHWARTZ, DIEUDONNE, DE MALLEMANN, LONGCHAMBON, LETORT, DODE, GAUTHIER, GOUDET, OLMER, CORNUBERT, CHAPELLE, GUÉRIN, WAHL.
<i>Maîtres de conférences honoraires</i>	MM. LIENHART, PIERRET.

PROFESSEURS

MM.		MM.	
URION	Chimie biologique	* MALAPRADE	Chimie
DELSARTE	Analyse supérieure	MANGENOT	Botanique
ROUBAULT	Géologie	GAYET	Physiologie
CAPELLE	Mécanique ration.	BONVALET	Mécanique appliquée
VEILLET	Biologie animale	HADNI	Physique
BARRIOL	Chimie théorique	* BASTICK	Chimie
BIZETTE	Physique	* KERN	Minéralogie
GUILLIEN	Electronique	DUCHAUFOUR	Pédologie
GIBERT	Chimie physique	GARNIER	Agronomie
LEGRAS	Mécanique ration.	* WEPPE	Minéralogie appli.
BOLFA	Minéralogie	NEEL	Chimie org. ind.
NICLAUSE	Chimie	BERNARD	Géologie appliquée
FAIVRE	Physique appliquée	* CHAMPIER	Physique
AUBRY	Chimie minérale	* GAY	Chimie biologique
COPPENS	Radiologie	* REGNIER	Physico-chimie
DUVAL	Chimie	STEPHAN	Zoologie
FRUHLING	Physique	* CONDE	Zoologie
HILLY	Géologie	* WERNER	Botanique
LE GOFF	Génie chimique	EYMARD	Calcul dif. et int.
SUHNER	Physique exp.	LEVISALLES	Chimie organique
CHAPON	Chimie biologique	M ^{me} HERVE	M.M.P.
HEROLD	Chimie miné. indust.	* GOSSE	Mécanique physique
SCHWARTZ B.	Exploitation minière	FELDEN	Physique

* Professeur titulaire à titre personnel.

MAITRES DE CONFERENCES

MM.

M ^{me} BASTICK	Chimie M.P.C. (Epinal)
GUDEFIN	Physique
RUCCI	Géologie
VUILLAUME	Psychophysiologie
FRENTZ	Biologie animale
HORN	Physique propédeutique
LAFON	Physique (ISIN)
MARI	Chimie (ISIN)
AUROUZE	Géologie
DEVOT	Physique du solide
FLECHON	Physique M.P.C.
M ^{lle} HUET	Mathématiques S.P.C.N.
VIGNES	Métallurgie
BALESSENT	Thermo. chim. Appliquée
BLAZI	Minéralogie appl. (ENSG)
JANOT	Physique M.P.C. (Epinal)

MM.

JACQUIN	Pédologie et chimie agricole
MAINARD	Physique M.G.P.
CACHAN	Entomologie appl. (ENSA)
MARTIN	Chimie M.P.C.
PAULMIER	Mécanique exp.
N.	Probabilités et stat.
N.	Mécanique (ISIN)
N.	Mathématiques
N.	Génie chimique
N.	Mathématiques M.P.C.
N.	Mathématiques S.P.C.N.
N.	Mathématiques appliquée
N.	Mécanique fluides (ISIN)
N.	Physiologie animale

LE MÉCANISME ET LES CONSÉQUENCES DES COMPORTEMENTS TROPHALLACTIQUES CHEZ LES GUÊPES DU GENRE *VESPA*

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	9
Chapitre I. — MATERIEL ET TECHNIQUES	12
Technique de récolte	12
Technique d'élevage	12
Technique d'étude	12
Chapitre II. — DEFINITION DE DIFFERENTS TERMES	16
Chapitre III. — PASSAGES SPONTANES DE SUBSTANCES D'UN INDIVIDU A L'AUTRE	19
I. — Les régurgitations spontanées	19
II. — Les activités de léchage	22
III. — Les productions de substances proctodéales et les défécations	22
Conclusion	23
Chapitre IV. — LES CONTACTS TROPHALLACTIQUES	23
I. — Les facteurs qui déterminent l'établissement du contact tro- phallactique	23
A, rôle de la vision. — B, rôle de la chimiosensibilité. — C, importance des antennes. — D, conclusion partielle	24
II. — Analyse de la dynamique des contacts trophallactiques entre deux ouvrières de Guêpes	39
A. — Schéma général	40
B. — Modifications possibles du schéma général	54
Conclusion	77
Chapitre V. — COMPORTEMENT TROPHIQUE DE LA JEUNE GUEPE ..	78
I. — Le premier repas de la jeune Guêpe dans son alvéole	79
II. — Alimentation de la jeune Guêpe à la sortie de son alvéole ..	80
III. — Comportement trophallactique des jeunes	82
Conclusion et discussion	84

	Pages
Chapitre VI. — ETABLISSEMENTS DES DOMINANCES.	
LEURS MANIFESTATIONS	88
I. — Dominance de masse et dominance agressive	90
II. — Généralisation des dominances	92
Conclusion et discussion	98
Chapitre VII. — CONSEQUENCES DES DOMINANCES	101
I. — Influence sur la répartition des tâches	101
A. — Les capacités sociales des jeunes Guêpes	101
B. — Les fonctions effectives 24 heures après l'éclosion	103
II. — Les manèges trophallactiques à la désagrégation sociale	105
A. — Les caractéristiques de sollicitations	106
B. — L'excitation collective	111
Conclusion	112
Chapitre VIII. — SUPPORT HISTOLOGIQUE DES COMPORTEMENTS TROPHALLACTIQUES	113
Chapitre IX. — RAPPORTS ENTRE LES DIFFERENTS ELEMENTS D'UNE SOCIETE DE GUEPES	117
I. — Rapports de la fondatrice avec les ouvrières	117
1. La fondatrice est très dominante	118
2. La dominance de la fondatrice est faible	120
Conclusion	120
II. — Rapport des mâles avec les ouvrières	121
A. — Alimentation des mâles par les ouvrières	121
B. — Alimentation des ouvrières par les mâles	121
C. — Mécanisme des comportements trophallactiques entre mâles et ouvrières	125
DISCUSSION ET CONCLUSION	129
I. — Les intercommunications	129
II. — Développement des contacts trophallactiques des jeunes ouvrières	134
III. — Etablissement d'une échelle de dominance	135
IV. — Relations entre les différentes castes	136
RESUME	137
SUMMARY	139
BIBLIOGRAPHIE	142

INTRODUCTION

Les échanges de nourriture « de bouche à bouche » constituent un des phénomènes les plus anciens que l'on connaisse dans les sociétés d'Insectes puisque, dès l'Antiquité, ARISTOTE en donnait des descriptions. REAUMUR et FABRE ont été particulièrement frappés par la fréquence des relations entre les individus d'une même colonie, surtout en ce qui concerne le passage de nourriture entre les imagos et les larves. En 1893, GRASSI et SANDIAS furent les premiers à décrire des échanges de substances entre des Termites.

L'analyse des rapports corporels interindividuels n'est pas simple: l'observation globale permet seulement d'assister à des contacts antennaires ou palpaire très rapides, sans qu'on puisse en déterminer le mécanisme. JANET (1895 et 1903), au cours d'études sur les Guêpes, fut probablement le premier à établir une distinction entre l'individu donneur de nourriture et le récepteur. Il nota que le premier reste relativement passif, les antennes écartées et les mandibules ouvertes que les antennes du second balayent sans arrêt. Faute de techniques adéquates, cinématographie et marquage radioactif des Insectes, en particulier, il ne put en donner une description détaillée. Depuis ses observations, peu de faits nouveaux, relatifs aux mécanismes d'offre et de demande de nourriture chez les Guêpes, ont été découverts. Pourtant, au début du siècle, l'étude des échanges de nourriture a donné naissance aux notions d'*oecotrophobie* (ROUBAUD, 1916), puis de *trophallaxie* (WHEELER, 1918). Ces auteurs ont surtout été frappés par l'approvisionnement des larves par les ouvrières: ils ont admis d'emblée une réciprocité dans les rapports, faisant des dernières les solliciteuses, constantes et infatigables, des larves. ROUBAUD alla jusqu'à attribuer la survie de la société à l'exploitation systématique des sécrétions larvaires par les ouvrières.

L'extension du concept trophallactique à tous les échanges de

substances entre deux individus est certes défendable. Elle a le mérite de grouper sous une même dénomination toutes les régurgitations, sécrétions et excréments transmises d'un individu à l'autre, à l'intérieur de la même société. C'est un facteur important de coordination, de structuration et de continuité de la vie sociale. C'est aussi un moyen de reconnaissance des individus étrangers. La notion de trophallaxie (*sensu* WHEELER) a donc permis pendant longtemps de rendre compte d'une façon pratique des relations interindividuelles, à l'intérieur d'une même société. Mais nous pensons que, maintenant, il faut distinguer la partie active du contact interindividuel et les actes passifs d'ingestion ou de régurgitation, sans la présence active de partenaires.

Par dynamique de la trophallaxie, nous entendons la mise en jeu et la constance de contacts antennaires et buccaux, adaptés à la transmission d'informations sensorielles et à la régurgitation de substances, selon un processus bien réglé qui varie avec l'âge, la dominance ou la caste. Il convient d'y ajouter les sécrétions de substances cuticulaires et proctodéales, sous l'influence de stimulations précises. Citons, par exemple, les échanges d'aliments proctodéaux chez les Termites, qui mettent en jeu des stimulations des cerques et des styles. En tout cas, pour qu'il y ait trophallaxie, il faut qu'il y ait une sollicitation suivie d'une régurgitation ou d'une sécrétion, satisfaisant un besoin ou traduisant une dominance sociale.

On ne met pas sur le même plan les régurgitations passives et spontanées, comme celles des Guêpes gavées ou de leurs larves, ou encore, chez les Fourmis, les productions fréquentes d'excréments, dont les membres de la société sont friands (LE MASNE, 1953). Le contact trophallactique étant ainsi précisé, il importe d'examiner nos connaissances relatives aux stimuli qui le déclenchent et l'entretiennent.

Ce n'est qu'en 1956, puis en 1958, qu'on trouve les premiers travaux se rapportant aux stimuli qui régissent l'établissement du contact trophallactique. FREE a en effet tenté une expérimentation systématique des réactions d'offre et de demande chez les Abeilles. Il a enfermé des ouvrières dans une enceinte et observé leur comportement individuel de sollicitation ou d'offre de nourriture, à l'égard des différentes parties du corps d'autres Abeilles, dans des situations expérimentales diverses. De cette étude, il tire des conclusions partielles mais très intéressantes. En particulier, il faut déjà noter les situations réactionnelles suivantes :

a — les comportements d'offre et de demande sont davantage orientés vers la tête que vers toute autre partie corporelle ; la présence de la tête seule suffit à les déclencher ;

b — l'odeur de la tête est un critère important dans la distinction préférentielle des individus de la même colonie ;

c — la couleur de la tête et sa forme sont de peu d'importance ; les Insectes affamés sollicitent la partie inférieure de la tête quelle que soit son orientation ;

d — les antennes produisent un stimulus de contact. Il est possible de leur substituer des leurres ;

e — les Abeilles dont on a enlevé les antennes restent capables d'offrir de la nourriture, mais non de la solliciter ; la présence des deux antennes est nécessaire pour solliciter avec le maximum d'efficacité ;

f — alors que les mouvements ne paraissent pas jouer de rôle dans le déclenchement de la sollicitation, ils ont une signification dans le comportement d'offre ;

g — les comportements d'offre et de demande sont tous les deux innés, et se compliquent en se précisant avec l'âge, indépendamment du conditionnement.

Certaines de ces conclusions sont exactes, alors que d'autres paraissent un peu artificielles, en raison même du caractère de l'expérimentation qui n'utilise pas les réactions de l'Insecte au sein de sa société. Dans ce genre d'étude, il importe d'expérimenter dans des conditions aussi proches que possible des conditions naturelles.

D'autres auteurs ont analysé avec précision les actes trophallactiques et leur déterminisme, tels que LE MASNE (1951, 1953) et WALLIS (1962) chez les Fourmis. Ils n'ont pas décrit de schémas réactionnels constants.

Au cours de nos études sur les Guêpes, nous avons été frappés par la constance et le grand nombre des contacts antennaires, par les postures qui en résultent et la diversité des réactions entre les individus, selon leur âge, leur caste et leur rang social.

Les rapports interindividuels apparaissent donc de façon constante chez les Insectes sociaux. Les biologistes reconnaissent leur importance dans l'établissement de la structure sociale et la transmission d'information tactiles, olfactives ou gustatives. L'absence de ces rapports explique peut-être la difficulté de faire survivre un Insecte social dans l'isolement (GRASSÉ et CHAUVIN, 1944).

Nous avons tenté d'élucider le sens, le mécanisme et les conséquences de ces relations interindividuelles chez les Guêpes du genre *Vespa*, où elles se confondent partiellement avec les échanges de nourriture.

C'est l'objet principal du présent mémoire.

CHAPITRE I

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

Nos travaux ont porté essentiellement sur les espèces suivantes : *Paravespula vulgaris* L., *Paravespula germanica* Fabr.

Les nids de Guêpes ont été récoltés dans une région délimitée par une circonférence de 50 km de rayon à partir de Nancy. La période de récolte s'étend du mois de mai au mois d'octobre.

Nous avons trouvé, dans la terre, 80 % des nids de *Paravespula vulgaris* et de *Paravespula germanica*, à une profondeur qui varie de quelques centimètres à 80 cm. Les autres ont été découverts entre des doubles planchers ou des doubles cloisons de maison, ou à l'intérieur de caisses, situées dans des greniers.

Nos travaux ont porté sur un peu plus de 150 nids de *Paravespula vulgaris* ou de *Paravespula germanica*.

TECHNIQUE DE RECOLTE

Notre technique de récolte des nids aériens ou souterrains du genre *Paravespula* est celle de JANET (1895) et de MARCHAL (1896). Notre protection contre les piqûres est assurée de façon satisfaisante par une combinaison d'une seule pièce, sur laquelle est fixé un voile d'apiculteur.

Il importe de faire ces opérations à la tombée de la nuit, pour récolter le plus grand nombre possible d'apivonneuses.

TECHNIQUE D'ELEVAGE

Au laboratoire, les Guêpes, enfermées dans des cages de récolte, sont endormies au gaz carbonique. Les rayons sont ensuite installés sur des treillis métalliques, dans des ruchettes en bois.

La fondatrice est placée avec soin sur un des rayons médians du nid. Après l'introduction de toute la population endormie dans la ruchette, nous y déposons un récipient contenant de l'eau et de la nourriture sucrée, en quantité abondante. On empêche ainsi les ouvrières de partir, au moment de leur réveil. Cette enceinte expérimentale est alors fermée de tous les côtés : elle reste en communication avec l'extérieur par un orifice de 5 cm $\times$ 2 cm, pratiqué dans la face latérale du socle.

TECHNIQUES D'ETUDE

A. — CINÉMATOGRAPHIE

Nous avons utilisé la cinématographie pour analyser le mécanisme des échanges trophallactiques. En raison de la présence de feuillets ou d'écaillés involucriques autour du nid, les prises de vues ont été faites sur des rayons isolés, en position naturelle ou inversée, ou sur des nids dépouillés de leur involucre. Les contacts antennaires étant très rapides, on a filmé à la vitesse de 64 images/seconde, au moyen d'une caméra Pathé Webó. L'éclairage a été fourni par une lampe « flood », placée à 1 mètre environ de la scène à filmer : la luminosité suffisait pour les prises de vues et n'éloignait pas les Insectes. La température au niveau du rayon ne dépassait pas 30°, il ne se produisait donc pas de comportements accessoires, tel que la ventilation du couvain. Nous avons utilisé des

objectifs de 75 ou 135 mm, selon le grossissement désiré. Malgré l'utilisation de telles distances focales, la profondeur de champ a toujours été suffisante grâce à l'emploi d'émulsions de grande sensibilité dont le grain est tout à fait convenable (films Ferrania de 400 ASA): les diaphragmes 5,6 et 8 ont été les plus utilisés.

Les négatifs des films ont été obtenus, image par image, sur papier à l'acétate. Ils ont été ensuite tirés sur papier positif contrasté Kodak G3, selon la technique photographique habituelle.

B. — HISTOLOGIE

Des coupes histologiques ont été effectuées à travers les antennes et les palpes des ouvrières et des mâles de Guêpes. Les rubans paraffinés ont été traités suivant la méthode d'imprégnation argentique de BIELCHOWSKY (1), modifiée de la façon suivante:

— lavage à l'eau bidistillée; mordantage pendant une heure dans le nitrate d'argent à 20 pour cent; lavage à l'eau distillée;

— imprégnation pendant 3 minutes dans le liquide de Bielchowsky à 2 p. 100;

— lavage à l'eau distillée; passage pendant 1 minute dans du formol à 10 p. 100; lavage à l'eau distillée; virage dans le chlorure d'or à 0,2 p. 100 (17 minutes pour les coupes à 6 μ); fixation à l'hyposulfite à 2 p. 100; lavage, déshydratation et montage dans le baume du Canada.

Les meilleures préparations ont été obtenues sur des Insectes fixés dans du formol à 10/100 pendant plusieurs mois.

C. — UTILISATION D'UN RADIOISOTOPE: ^{198}Au

Nous avons utilisé un radioisotope, non métabolisable par les Guêpes, qui permette de suivre dans de bonnes conditions le transit intestinal: ^{198}Au , en solution colloïdale. Ce radioisotope, déjà utilisé avec succès sur l'Abeille par COURTOIS et LECOMTE (1958), répond bien aux nécessités de notre travail:

a) Sa période physique est de 2,7 jours, ce qui évite une contamination prolongée de la société ou des groupes en expérience;

b) Il émet un rayonnement d'énergie moyenne (0,411 MeV), qui le rend facilement détectable, au moyen d'un scintillomètre (« Victoreen » ou SPP-2 de la société S.R.A.T., équipés tous les deux d'un cristal I Na; fig. 1);

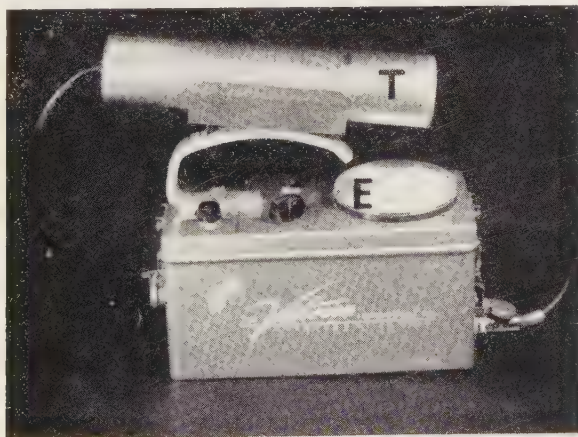


Fig. 1. — Scintillomètre Victoreen, utilisé pour évaluer la radioactivité des Guêpes.
T, tête sensible de l'appareil; E, échelle de mesures.

(1) Nous avons choisi cette technique d'imprégnation argentique, parce qu'elle a déjà donné de bons résultats sur la structure des récepteurs sensoriels de l'Abeille (NEWTON, 1931).

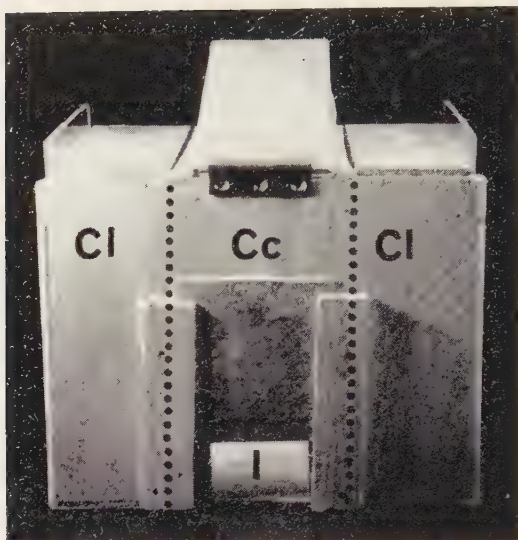


Fig. 2. — Cagette d'expérimentation à 3 compartiments. *Cc*, compartiment central; *Cl*, compartiments latéraux; *I*, introduction des nourrices, dans le compartiment central.

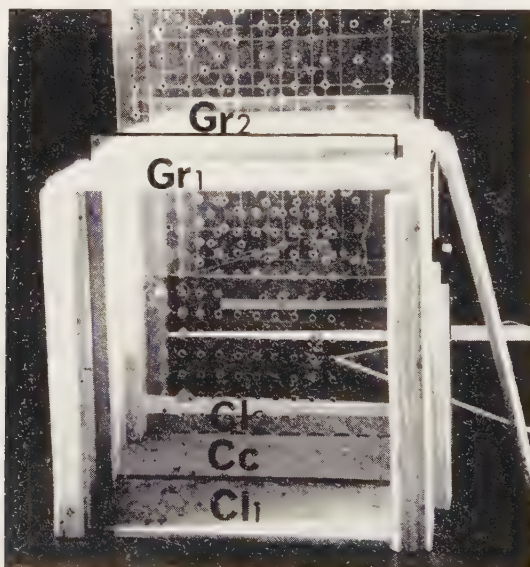


Fig. 3. — Disposition des plaques en plexiglas perforées (ou des grilles) qui séparent les 3 compartiments des cagettes triples. *Cc*, compartiment central; *Cl*₁, premier compartiment latéral; *Cl*₂, deuxième compartiment latéral; *Gr*₁ et *Gr*₂, grilles de séparation, ou plaques en plexiglas perforées.

c) Il n'est pas nocif pour les Guêpes et s'incorpore facilement au miel, en solution colloïdale, nourriture de base fournie aux Insectes placés en expérience.

La période biologique de l'isotope peut varier de 10 à 50 heures, selon les conditions expérimentales (MONTAGNER, 1964 b). Le mélange « miel-solution colloïdale d'or » a été réalisé, dans chaque expérience, de telle façon que chaque individu puisse absorber l'équivalent de 1 à 5 microcuries. Un calcul global montre que, dans ces conditions, la dose reçue par Guêpe varie entre 400 et 600 roentgens, pour une période de 2 jours. Cette dose n'est pas nocive pour les Guêpes: de nombreux auteurs ont montré que les Insectes pouvaient supporter une irradiation de plusieurs milliers de roentgens, sans subir de lésions ou de perturbations (à titre indicatif, la dose létale d'irradiation pour l'Abeille est de 80 000 à 90 000 roentgens).

Le miel est fourni dans de petits cristalliseurs, en verre ou en matière plastique, pour éviter qu'il ne s'oxyde. La plupart des expériences ont été réalisées dans des cagettes triples, semblables à celles de la fig. 2 (L: 30 cm, l: 15 cm, h: 15 cm). Les lots d'ouvrières « centrales » et « latérales » sont séparés par des plaques en plexiglas perforées qui ne permettent que le passage de la tête (fig. 3), ce qui implique un choix d'Insectes ayant sensiblement la même taille.

En fin d'expérience, nous mesurons la radioactivité des Insectes au contact même de la tête sensible du scintillomètre, protégée par un sachet en matière plastique pour en éviter la contamination (le sachet est changé après chaque expérience). Nous avons essayé de garder aussi constants que possible les facteurs géométriques (en particulier, l'angle sous lequel on reçoit le rayonnement), en prenant des points de repère sur les sachets. On estime que dans ces conditions l'efficacité de détection est environ de 15 %. Les résultats sont donnés en coups par seconde nets (c. p. s. nets: unités arbitraires), après déduction du bruit de fond.

Pour la mesure des faibles activités, nous avons utilisé un compteur à scintillations plus précis, du type *rack*, équipé d'une chambre à détection, blindée par d'épaisse parois de plomb. Les comptages sont alors effectués en coups par minute nets, après déduction du bruit de fond.

Lorsque nous apprécions la radioactivité globale d'Insectes vivants, nous les enfermons dans de petits cylindres de 1 cm de diamètre, recouverts d'une membrane perforée; ce dispositif permet de limiter leurs déplacements, tout en leur permettant de respirer. Il a le mérite de maintenir le facteur géométrique très stable.

Pour apprécier la radioactivité de certaines parties ou organes des Guêpes, nous les réduisons en poudre. Celle-ci est alors portée au milieu du champ de détection, dans la chambre blindée. Cette méthode a été utilisée, en particulier, pour évaluer la radioactivité du tégument des jeunes ouvrières lorsqu'il vient d'être imprégné de substances régurgitées par des sœurs plus âgées.

On peut, à tout moment, estimer la radioactivité de la solution colloïdale en milluries, au moyen de la formule

$$A = A_0 e^{-\frac{0,7 t}{T}}$$

dans laquelle A_0 : activité de la solution au départ de l'expérience; t : durée de l'expérience; T : période physique du radioélément.

D. — MARQUAGE DES GUEPES AU MOYEN DE VERNIS COLORES

Dans nos expériences, les ouvrières sont rendues reconnaissables individuellement par des marques colorées, faites en différents points du corps. Des peintures et des vernis ont été utilisés.

Au fur et à mesure des éclosions imaginaires, nous établissons un code de points et de traits, dont les combinaisons de couleur et de situation sur l'Insecte permettent de le reconnaître à tout moment sur les rayons du nid. C'est ainsi qu'une ouvrière, née à 16 h, le 16-3-1963 portera un point rouge sur le vertex; celle qui naît à 16 h 45 en portera deux, au même endroit; une autre, née le 17-8-1963 portera un trait vert, en travers du thorax, etc. On arrive ainsi à marquer des populations de 150 individus et à suivre les comportements et les destinées de chacun en fonction de son âge, depuis son éclosion imaginaire jusqu'à sa mort.

CHAPITRE II

DEFINITION DE CERTAINS CONCEPTS
ET TERMES UTILISES DANS CE MEMOIRE

Etant donné la complexité des échanges trophallactiques et la nécessité de les sérier malgré leurs ressemblances, il était nécessaire de définir les concepts et les termes utiles à leur compréhension.

ANTENNE ACTIVE OU EXTÉRIEURE

C'est l'antenne de l'ouvrière solliciteuse dont les déplacements stimulent les récepteurs tactiles situés entre les mandibules de l'ouvrière sollicitée (l'autre antenne n'effectue que des déplacements limités).

ANTENNE RÉACTIONNELLE

C'est l'antenne de l'ouvrière sollicitée qui répond le plus souvent aux stimulations antennaires de l'ouvrière solliciteuse, la deuxième antenne de la « sollicitée » ne se déplaçant que sporadiquement.

CAPACITÉS SOCIALES

Cette expression désigne les aptitudes individuelles des ouvrières à remplir les diverses activités collectives de la société. Elle permet, par exemple, d'exprimer qu'une jeune ouvrière est capable d'effectuer, dans la même période de vie, des tâches aussi différentes que l'approvisionnement des larves et la construction de cellules ou d'involucre.

DOMINANCE

La notion de dominance sociale est relativement récente, puisqu'on en trouve les premières descriptions en 1913, sous le nom de « dominance-subordination », par la Norvégienne SCHJELDERUP-EBBE. Puis, de 1929 (TAVISTOCK) à 1952 (ALLEE), toute une série de travaux a porté sur les phénomènes de dominance sociale chez les Poissons, les Grenouilles, les Reptiles et, surtout, les Oiseaux et les Mammifères. Durant cette période, SANCTUARY (1932), puis MASURE et ALLEE (1934 a et b), et MURCHISON (1935), furent les premiers à découvrir et à analyser chez les Oiseaux des manifestations incontestables de dominance, qui permirent ensuite à ALLEE de fonder la théorie de la « dominance-subordination » chez les Vertébrés. Cette expression caractérise les manifestations de supériorité d'un animal sur un autre: comportements agressifs, prédominance dans le choix des femelles, priorité dans l'alimentation, etc. On a même pu scinder cette « dominance-subordination » en plusieurs types dont les plus connus sont décrits par ALLEE (1952) sous les noms de « peck-right », ou dominance linéaire, et « peck-dominance », ou dominance alternative entre deux individus, au sein du même groupe, selon les conditions de vie du moment. Les premiers travaux qui traitent des dominances chez les Invertébrés apparurent au cours de ces 25 dernières années. C'est ainsi que PARDI (1948, 1952) décrivit des manifestations de « dominance-subordination » chez les *Polistes*, et lança l'idée d'une hiérarchie sociale, comme il en existe une chez les Vertébrés. DELEURANCE (1952 a et b) repoussa partiellement cette interprétation en considérant: l'inconstance des indices accessoires de dominance avancés par PARDI; la présence de plusieurs types de femelles,

physiologiquement différentes dans le nid de *Polistes* (distinction que PARDI ne semble pas avoir faite), le critère de la caste étant l'absence ou la présence d'une diapause; par suite, l'absence de corrélation constante entre la fécondité et le niveau de dominance; enfin, le manque de preuves certaines quant à l'influence d'une échelle de dominances sur la vie sociale du groupement de *Polistes*.

Chez les Guêpes du genre *Vespa*, nous n'avons pas de problèmes de castes aussi complexes que chez les *Polistes*: les ouvrières sont faciles à distinguer de la fondatrice, même si certaines deviennent pondeuses en automne, au moment de l'apparition des mâles et des fondatrices filles. En conséquence, nous n'avons pas préjugé le développement ovarien des ouvrières au départ de notre étude.

C'est en étudiant les relations entre les individus de la même société que nous avons dégagé des éléments qui traduisent la supériorité d'un individu sur d'autres, et, par suite, des formes particulières de dominance. Ces phénomènes se sont montrés indissociables des contacts trophallactiques: il existe dans la colonie des individus qui obtiennent toujours la régurgitation de ceux qu'ils ont sollicités. En retour, lorsqu'ils sont eux-mêmes sollicités par ces derniers, ils refusent le contact. Ces comportements mettent en évidence une forme de supériorité d'un individu sur un autre. Nous avons étudié avec soin les modalités de ces comportements: nous les détaillerons dans le texte.

Nous appellerons « dominants », les individus qui sollicitent avec succès des régurgitations de nourriture à partir d'autres individus de la même colonie, dans des conditions précises. Il en résulte des postures typiques. L'augmentation de la « dominance » se traduit par des comportements agressifs, à l'encontre des individus dominés. Cependant, nous ne définirons pas de hiérarchie sociale, car les rapports de dominance sont fluctuants: nous parlerons seulement d'échelle sociale dont les niveaux sont constitués par des lots d'individus très dominants au sommet, d'autres à dominance moyenne au milieu et enfin, d'autres à faible dominance aux derniers échelons.

ESPACE INTERMANDIBULAIRE

C'est la zone comprise entre les mandibules et la langue: on y trouve le labre, l'épipharynx, les galéa et les lacinia des maxilles, la partie basale des glosses et des paraglosses.

INTERATTRACTION

L'appétition sociale (*sensu* WHEELER), mise à part, « impulsion interne qui conduit l'animal vers ses semblables » (GRASSÉ, 1952), nous avons considéré deux formes d'interattraction, à savoir:

— l'interattraction (*sensu* RABAUD): c'est « la stimulation réciproque qui s'exerce entre individus appartenant au même groupe social » (GRASSÉ, 1952); cette interattraction est spécifique pour les

individus d'une colonie grâce à l'élaboration d'une « odeur sociale » ;
— à l'intérieur d'une même colonie, certains individus sont plus attirants que d'autres : le contenu de leur jabot est, en grande partie, responsable de cette attraction préférentielle.

INTERCOMMUNICATIONS

Echanges d'informations entre des individus de la même espèce, au moyen de signaux tactiles, olfactifs ou gustatifs, acoustiques, visuels ou gestuels.

JONCTION (OU JONCTION MANDIBULAIRE)

Terme qui désigne l'endroit où se joignent les mandibules et les langues, au cours d'un échange de nourriture.

NIVEAU (OU RANG) SOCIAL

Place d'un individu sur l'échelle sociale.

POSSIBILITÉS DE RÉGURGITATION (OU RÉSERVES)

Quantité de nourriture présente dans le jabot d'une ouvrière, au moment où une autre sollicite ses régurgitations.

RELAIS TROPHALLACTIQUE

Expression qui indique qu'une ouvrière vient prendre, sans qu'il y ait interruption, la succession d'une autre dans la stimulation d'une donneuse de nourriture.

STIGMERGIE

Terme créé par GRASSÉ (1960) pour rendre compte de la stimulation exercée sur chaque Insecte social, au sein du même groupe, par les constructions successives érigées par d'autres ou par lui-même, à mesure de l'édification d'un nid commun ou de tout autre construction collective.

CHAPITRE III

PASSAGES SPONTANES DE SUBSTANCES
D'UN INDIVIDU A L'AUTRE

Dans ce chapitre, nous traiterons rapidement les contacts inter-individuels spontanés qui ne mettent pas en jeu de mécanismes d'intercommunication, avec des stimulations et des réponses tactiles coordonnées entre les deux partenaires. Nous en avons distingué trois sortes.

I. — LES REGURGITATIONS SPONTANÉES

Dans toute société de Guêpes du genre *Vespa*, il est fréquent d'observer l'arrivée au nid d'approvisionneuses gavées de nourriture. Sur un simple rayon suspendu, on augmente leur nombre en apportant à proximité des substances sucrées. Les approvisionneuses, ainsi gavées, arrivent sur le nid, les mandibules entr'ouvertes, laissant perler une gouttelette de substance liquide (fig. 4). Le plus souvent,



Fig. 4. — Régurgitation spontanée de substances liquides, par une ouvrière gavée (à gauche). A droite, une ouvrière est attirée par la régurgitation spontanée.

plusieurs ouvrières sont immédiatement attirées par cette régurgitation spontanée. Elles se groupent à 2, 3, ou même davantage autour de la donneuse (fig. 5). Celle-ci régurgite la nourriture contenue dans son jabot passivement, les mandibules largement ouvertes, les antennes ramenées latéralement ou en arrière. Les autres Guêpes s'approvisionnent à cette source de nourriture avec une avidité et une excitation d'autant plus grandes qu'elles sont plus nombreuses. L'arrivée de nouvelles approvisionneuses gavées provoque la formation de plusieurs amas d'ouvrières, dont elles forment



Fig. 5. — Attraction spontanée d'un groupe d'ouvrières par une « donneuse » gavée.
D, donneuse.

le centre. Une excitation intense, issue de la perception de ces « offrandes » et de la compétition qui en résulte, s'empare alors de ces groupements occasionnels et se propage rapidement sur le rayon. Il est à noter que, lorsqu'il n'y a qu'une seule « mangeuse », le contact interindividuel peut durer plus d'une minute. En revanche, nous n'avons jamais observé de telles liaisons trophiques d'une durée supérieure à 30 secondes lorsque 3 ou 4 ouvrières sont groupées autour de la « mangeuse ». Ces temps sont valables pour des approvisionneuses ayant des possibilités équivalentes de régurgitation, avant et après leur contact avec la ou les « mangeuses ». Ces possibilités sont elles-mêmes évaluées par la radioactivité des « donneuses » qui se sont approvisionnées à la source de nourriture marquée au moyen d' ^{198}Au (tableau I). Il y a donc une accélération des régurgitations de l'approvisionneuse, lorsque le nombre d'ouvrières « mangeuses » augmente.

Radioactivité de la nourriture $A_0 = 0,0368 \text{ mc}$	Radioactivité des approvi- sionneuses, avant le contact trophique en c.p.s. nets	Radioactivité des approvi- sionneuses, après le contact trophique en c.p.s. nets	Durée du contact trophique en secondes	Nombre d'ouvrières « mangeuses »
	1560	450	55 s	1
	1580	490	28 s	3
	1780	620	35 s	2
	1790	640	78 s	1
	1930	850	36 s	1
	1950	850	23 s	2
	1540	950	45 s	1
	1620	980	22 s	2
	1450	520	15 s	4
	1480	510	52 s	1

TABLEAU 1. — La durée du contact trophique, déclenché par l'arrivée d'approvisionnementneuses gavées sur le nid, varie en fonction inverse du nombre d'ouvrières « mangeuses » attirées par leurs régurgitations spontanées. Dans chaque couple de résultats, les possibilités de régurgitation des approvisionnementneuses sont sensiblement équivalentes, avant et après le contact trophique.

Ces approvisionnementneuses peuvent être considérées comme l'équivalent temporaire des Fourmis *Myrmecocystus*, dites « pots à miel », que de nombreux auteurs ont observées (LE MASNE, 1951). Les battements antennaires des « mangeuses » sont très rapides et variés ; mais, il n'a jamais été possible de les formaliser : ils sont désordonnés et nullement adaptés à la stimulation des éléments tactiles intermandibulaires ou des palpes de l'approvisionnementneuse.

Dans le chapitre VII (paragraphe 2), nous verrons que les ouvrières se groupent ainsi autour de donneuses gavées dans les sociétés d'automne, lorsqu'il y a des luttes incessantes entre elles. En effet, les approvisionnementneuses trouvent alors une nourriture sucrée abondante sur les arbres fruitiers, négligent les larves et régurgitent spontanément en arrivant au nid. Il faut noter qu'à cette époque, l'excitation de chaque individu se renforce à partir de ces groupements spontanés. Il en résulte des comportements agressifs que nous expliquons, dans le chapitre VII, par des perturbations des niveaux de dominance.

Ces régurgitations spontanées d'individus gavés sont dues à une surabondance de nourriture, ou aux conditions particulières des sociétés d'automne. Du mois de juillet au mois de septembre, on observe des comportements analogues dans toute société placée dans des conditions aussi naturelles que possible. Mais, ils sont peu fréquents et obéissent aux caractéristiques suivantes : en général,

une seule ouvrière absorbe avec avidité ce que l'ouvrière gavée régurgite spontanément (fig. 4); l'ouvrière « mangeuse » n'est pas fébrile, comme dans les cas précédents; son comportement n'est donc pas à l'origine de manifestations agressives; lorsque le jabot de la donneuse s'épuise, la « mangeuse » doit, dans tous les cas, assurer les stimulations que nous analysons dans le chapitre IV.

De tels comportements trophiques sont dûs à des actes de surabondance ou de déséquilibre alimentaire, ils ne nécessitent pas d'intercommunications tactiles précises, comme dans les contacts trophallactiques habituels.

II. — LES ACTIVITES DE LECHAGE

Il ne semble pas que de telles activités nécessitent, chez les Guêpes, l'établissement de stimulations aussi importantes et structurées que celles qui existent chez les Termites, les Fourmis ou les Abeilles. Elles nous sont apparues comme des comportements occasionnels, liés à des actes agressifs et non suivis de réponse ou de réciprocité. En outre, les ouvrières se lèchent elles-mêmes plus souvent qu'elles ne lèchent les autres. Nous prendrons seulement en considération le léchage des jeunes ouvrières par les plus âgées, après leur éclosion imaginale ou quelques heures plus tard. Nous traiterons ce comportement particulier dans le chapitre V, car il joue un grand rôle dans le marquage olfactif des jeunes.

III. — LES PRODUCTIONS DE SUBSTANCES PROCTODEALES ET LES DEFECATIONS

Nous n'avons jamais observé de stimulations continues de l'extrémité abdominale, suivies de la production de substances liquides proctodéales, comme cela se passe chez de nombreux Termites. Seuls, les jeunes imagos sont l'objet de palpations antennaires du bout de l'abdomen; ils émettent alors parfois une gouttelette de liquide proctodéal. Mais ce comportement est rare: le plus souvent, c'est une des conséquences du léchage des jeunes par des ouvrières plus âgées.

En outre, nous avons vu en de très rares occasions des ouvrières gober au passage les excréments liquides rejetés par une autre. Ce phénomène n'a, semble-t-il, aucun support social; c'est probablement un acte de hasard, nullement orienté vers une recherche active de substances nutritives.

CONCLUSION

Nous n'avons pas détaillé les contacts qui ne comportent pas une succession de stimulations et de réponses réciproques. En l'occurrence, nous avons écarté du concept trophallactique :

— les passages spontanés de substances liquides buccales d'une ouvrière à une autre, ou à plusieurs ;

— les activités de léchage, sauf celles qui se rapportent à de jeunes imagos ;

— les ingestions de substances proctodéales qui s'apparentent, chez les Guêpes, à des ingestions d'excréments, de fréquence très rare.



CHAPITRE IV

LES CONTACTS TROPHALLACTIQUES

En opposition avec les comportements que nous venons d'exposer, nous traiterons dans ce chapitre des contacts dynamiques entre deux ouvrières : ceux qui ne peuvent s'établir et se poursuivre sans une succession de stimulations et de réponses, bien structurées et adaptées à des zones précises. Nous étudierons successivement les facteurs qui déterminent l'établissement du contact trophallactique entre deux ouvrières, les stimulations et les réponses des antennes et des palpes qui assurent la continuité de la trophallaxie et leurs modifications, sous l'effet de différents agents.

FACTEURS QUI DETERMINENT L'ETABLISSEMENT DU CONTACT TROPHALLACTIQUE

Rappelons que FREE (1956) a effectué une étude systématique des stimuli qui déclenchent les comportements d'offre et de demande entre deux ouvrières d'Abeille. Nous retiendrons de ses recherches les points suivants : les comportements d'offre et de demande sont davantage orientés vers la tête ; son odeur est le facteur essentiel dans la distinction préférentielle des individus de la même société ; la couleur et la forme de la tête sont de peu d'importance ; les antennes fournissent un stimulus de contact.

Nous n'avons pas effectué d'étude systématique dans une enceinte à la manière de FREE. En effet, s'il est certes nécessaire de procéder à une expérimentation pour dégager la valeur des stimuli qui peuvent agir sur les organes sensoriels et déclencher l'entrée en trophallaxie, il est difficile de les étudier séparément et de leur attribuer une valeur absolue, décisive pour l'obtention d'un contact trophallactique. On ne peut négliger toutes les influences sociales qui s'ajoutent aux facteurs externes. Aussi, nous avons étudié l'action de ces stimuli dans des groupes d'ouvrières en leur attribuant une valeur préférentielle, pouvant être modifiée sous diverses influences.

A. — ROLE DE LA VISION

Le rôle des yeux a été analysé de deux façons différentes. Dans une première série d'expériences, les dessins de la tête de plusieurs ouvrières ont été modifiés. Dans une deuxième série, les yeux ont été opacifiés au moyen de vernis ou de peinture noire. Nous avons estimé que le vernissage des yeux était bien réalisé, lorsque les ommatidies n'apparaissaient plus sous la loupe binoculaire.

Dans la première série d'expériences, les contacts trophallactiques ne sont jamais supprimés, malgré la présence de dessins inhabituels sur la tête de la solliciteuse ou de la donneuse.

Le deuxième type d'expériences a été réalisé sur 5 colonies différentes (15 ouvrières de plus de 2 jours ont été aveuglées dans chacune). Les résultats convergent tous dans la même direction: nous n'avons jamais obtenu la suppression des contacts trophallactiques pour les Insectes aveuglés. La seule différence immédiate dans leur comportement résulte de la nature même de l'expérimentation: la peinture ou le vernis gêne les ouvrières aveuglées. Pendant 2 ou 3 heures, elles ont tendance à refuser le contact avec les individus qu'elles rencontrent. Quelques heures plus tard, lorsqu'elles se sont habituées à leurs nouvelles conditions de vie, elles restent capables de solliciter leur nourriture ou d'en régurgiter sous l'effet de stimulations tactiles appropriées. Mais leur niveau de dominance a régressé par rapport à celles qui leur étaient socialement inférieures, avant leur aveuglement. Il régresse d'autant plus que les ouvrières sont plus nombreuses. Selon les principes que nous exposons dans le chapitre IV, il semble que cette modification résulte de l'absence de contacts trophallactiques de l'individu aveuglé, pendant son accoutumance à la peinture; en revanche, les individus inférieurs ont participé, pendant la même période, à de nombreux contacts trophallactiques et ont ainsi gagné quelques rangs de dominance.

La vision n'est donc pas un facteur décisif dans l'établissement des contacts trophallactiques: sa disparition momentanée provoque seulement une régression du niveau de dominance. Cette constatation

n'est d'ailleurs pas étonnante, puisque, dans les conditions naturelles, l'obscurité est le plus souvent totale à l'intérieur du nid (situation dans la nature et protection involucraire). Il est évident que, dans un tel milieu, les contacts interindividuels s'établissent en fonction d'autres expressions sensorielles, en particulier olfactives, gustatives ou tactiles.

B. — ROLE DE LA CHIMIOSENSIBILITE

Notons tout d'abord qu'il est difficile de savoir à priori si l'interattraction entre deux Insectes est totalement due à l'olfaction ou à une chimioréception de contact. Aussi traiterons-nous ces deux agents sensoriels dans le même paragraphe.

Nous avons distingué deux formes d'interattractions chimiques. La première rend compte de la reconnaissance spécifique des individus du même nid : c'est en quelque sorte l'expression d'une « odeur sociale », particulière à chaque colonie. La deuxième caractérise le pouvoir attractif plus grand de certaines ouvrières, au sein du même groupe.

1. — SUR L'EXISTENCE D'UNE « ODEUR SOCIALE », PARTICULIÈRE A CHAQUE COLONIE.

L'odeur (ou le goût) d'une Guêpe est le facteur essentiel qui lui permet, à tout moment, d'être reconnue et acceptée par les ouvrières du même nid. Une expérience simple (réalisée 15 fois) nous a permis de le prouver facilement. Dans une cagette à trois compartiments, trois lots d'ouvrières furent répartis de la façon suivante : dans le compartiment central se trouvaient des nourrices, en présence de nourriture marquée au moyen de ^{198}Au ; dans un des compartiments latéraux, nous avons mis des ouvrières de la même colonie ; dans l'autre, des ouvrières de la même espèce, issues de colonies différentes. Les ouvrières en situation latérale étaient alimentées par les nourrices du centre à travers les grilles perforées qui les en séparaient (cf. paragraphe matériel et techniques). Nous avons utilisé, comme critères d'interattraction, les différences de radio-activité entre les deux lots d'ouvrières en situation latérale, et celles que présentaient les parois perforées qui les séparaient des nourrices (ces parois étaient rendues radioactives par les défécations des Insectes). Les résultats, consignés dans le tableau 2, convergent tous dans la même direction. Il existe donc une attraction préférentielle des nourrices vers les ouvrières sœurs, en compétition avec les ouvrières étrangères (MONTAGNER et COURTOIS, 1963). Une simple observation permet d'ailleurs de constater que les nourrices sont toujours massées du côté des sœurs et que, de part et d'autre, il règne une grande fébrilité : les Insectes tentent continuellement d'entrer en communication par leurs antennes et leurs mandibules.

Radioactivité de la solution de départ (mardi 18-9-1962) $A_0 = 0,0154$ millicuries	Radioactivité des nourrices du compartiment central		Radioactivité des ouvrières sœurs du compartiment I	Radioactivité des ouvrières étrangères du compartiment III	Radioactivité des défécations sur les cloisons de séparation, du côté des nourrices
	1 ^{er} lot	2 ^e lot			
Mercredi 19-9-1962 à 14 h 30 $A_1 = 0,0125$ mc.	1040		110	50	Cloison
	1090		90	50	I - II
	890		130	20	Cloison
	1140		140	50	II - III
	1140		90	50	
	1140		90	50	
	1290		90	20	
	1390		110	20	
	990		M = 92	10	
	890		$\sigma = 31,4$	0 +	
2 a	1290		30	0 +	
	990	890 —	0 +	0 +	
	1290	— 1290	0 +	0 +	
	990	— 990	0 +	0 +	
	14670	3170	920	270	
Jeudi 20-9-1962 à 14 h $A_2 = 0,0092$ mc.		— 660	190	110 —	
		— 660	120	80 —	
		— 510	190	110 —	40
		1830	220	60 —	
			120	90 —	
2 b			80	60 —	
			160	40 —	
			60	20 —	
			60	20 —	
			40	20 —	
			1240	570	
			Soit une augmentation globale de:		
			320 c.p.s.	300 c.p.s.	

TABLEAU 2. — Exemple d'approvisionnement, par les mêmes nourrices, d'ouvrières du même nid (compartiment I) et d'ouvrières étrangères de la même espèce (compartiment III), pendant 2 jours. Les résultats sont exprimés en c.p.s. nets.

Explication du tableau:

Partie 2a. — Du mardi au mercredi, des ouvrières *Parapespula germanica* ont été laissées dans le compartiment central d'une de nos cages, en présence de nourriture marquée au moyen de 198 Au. Dans le compartiment I, se trouvaient des ouvrières de la même colonie; dans le compartiment III, des ouvrières de la même espèce, issues d'un autre nid. On constate que les ouvrières issues du même nid que les nourrices ont été mieux approvisionnées que celles qui provenaient du nid étranger.

Partie 2b. — A partir du mercredi, nous avons choisi 2 lots de 3 nourrices, ayant une radioactivité globale voisine. Le premier (nourrices repérées par un point) a été mis en présence des sœurs précédentes; le deuxième (nourrices repérées par un tiret) en présence des étrangères. 24 heures plus tard, on constate que les 2 lots d'ouvrières ont reçu sensiblement la même quantité de nourriture radioactive. +, ouvrières mortes; A_1 et A_2 sont les radioactivités théoriques de la nourriture au moment des mesures.

En revanche, les ouvrières étrangères ne sont pas l'objet d'une telle attraction, les nourrices ne venant les contacter que sporadiquement. Après 24 heures d'expérience, on constate généralement que les étrangères ont été négligées par les nourrices du compartiment central, certaines d'entre elles sont mortes (tableau 2 a). Les mesures de radioactivité ont permis d'établir, pour deux séries d'expériences, que l'activité moyenne des ouvrières latérales, rapportée à celle des nourrices du compartiment central, était respectivement de 45,1 et 43 % pour les sœurs, de 19,4 et 22 % pour les étrangères (différence statistique hautement significative à 99 %). En effectuant les mêmes expériences avec des cagettes dont l'espace libre est plus grand (L: 80 cm, l: 30 cm, h: 30 cm), nous avons obtenu les résultats suivants (les activités sont toujours rapportées à celle des nourrices centrales): activité des sœurs: 8,1 et 21,7 % ; activité des étrangères: 2,3 et 1,7 %.

Les échanges de nourriture se font donc plus facilement entre les ouvrières de la même colonie. L'agrandissement de l'espace libre central accentue cette discrimination. Toutefois, les étrangères qui ont été bien alimentées continuent à l'être dans les jours qui suivent: on ne voit plus de différence entre leur approvisionnement et celui des sœurs, après 48 heures d'expérience (tableau 2 b). (Notons que chez les Abeilles, DELVERT SALLERON (1962) n'a pas trouvé une différence significative dans l'alimentation des sœurs et des étrangères). Nous avons pensé qu'à l'instar des Abeilles (RIBBANDS et KALMUS, 1952), la discrimination première entre les sœurs et les étrangères était due à des différences d'odeur ou de goût, issues de leurs approvisionnements successifs.

Nous avons alors recherché l'origine des différences d'odeurs, ou de goûts, entre les deux lots d'ouvrières, dans la nature de leurs régimes alimentaires. Nous avons réalisé les expériences suivantes: plusieurs lots d'ouvrières ont été isolées dans deux séries de 10 cagettes triples dont les compartiments centraux renfermaient chacun 15 ouvrières du même nid, en présence de nourriture marquée.

a — Dans une première série de 10 expériences, nous avons mis, dans un compartiment latéral, des ouvrières provenant de nids que nous venions de récolter (ouvrières E), dans l'autre, des ouvrières étrangères aux nourrices, mais ayant vécu dans la même enceinte, et ayant reçu la même nourriture (ouvrières e).

b — Dans une deuxième série de 10 expériences, nous avons mis dans un compartiment latéral des ouvrières issues du même nid que les nourrices (ouvrières S) et dans l'autre, des ouvrières issues de nids étrangers, mais ayant vécu dans la même enceinte et s'étant alimentées aux mêmes sources de nourriture (ouvrières e).

Les résultats sont consignés dans le tableau 3 pour la série a et dans le tableau 4 pour la série b.

Il apparaît immédiatement que, dans la première série d'expériences, les nourrices ont approvisionné davantage les ouvrières étrangères qui se sont alimentées auparavant aux mêmes sources de nourriture qu'elles-mêmes (tableau 3: différence statistique hautement significative au degré de sécurité 99 %). Dans la deuxième série, la différence d'alimentation des deux lots d'ouvrières latérales n'est pas statistiquement significative (tableau 4).

D'une façon générale, les nourrices ont donc bien alimenté, non seulement les ouvrières du même nid, mais aussi (et même davan-

Radioactivité de la solution de départ $A_0 = 0,0200$ mc le 20-8-1963	Radioactivité des nourrices du compartiment central, en présence de nourriture marquée	Radioactivité des ouvrières étran- gères qui se sont ali- mentées auparavant aux mêmes sources de nourriture que les nourrices	Radioactivité des ouvrières étran- gères qui ont eu une nourriture différente de celle des nourrices
le 21-8-1963 $A_1 = 0,0155$ mc.	250	150	20
	80	170	40
	150	60	70
	100	100	50
	80	100	70
	160	150	50
	150	100	50
	130 $M = 140$	130 $M_1 = 107$	20 $M_2 = 46$
	60 $\sigma = 50,9$	50 $\sigma_1 = 42,1$	40 $\sigma_2 = 17,1$
	160	60	50
	200		
	120	1070	460
	120		
	140		
	200		
	2100		

TABLEAU 3. — Approvisionnements comparés de deux lots d'ouvrières étrangères par les mêmes nourrices, dans des cagettes triples. L'un des lots est constitué par des individus qui se sont alimentés auparavant aux mêmes sources de nourriture; l'autre par des individus qui ont eu une nourriture différente. Les résultats sont exprimés en c.p.s. nets.

Pour 10 expériences: $M_1 = 110$ $M_2 = 45$ $n_1 = 100$
 $\sigma_1^2 = 1444$ $\sigma_2^2 = 225$ $n_2 = 100$

S_d = Erreur standard de la différence $S_d = \sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}} = 4,08$

$t = \frac{M_1 - M_2}{S_d} = 15,9$

La différence est hautement significative à 99 % puisque, à ce degré de sécurité, $t = 2,6$.

Radioactivité de la solution de départ $A_0 = 0,0200$ mc le 20-8-1963 à 18 h 30	Radioactivité des nourrices du compartiment central	Radioactivité des ouvrières sœurs	Radioactivité des ouvrières étran- gères qui se sont ali- mentées auparavant aux mêmes sources de nourriture
	130	70	90
	200	130	120
	600	50	50
	100	30	100
	300	50	130
	350	150	50
	350	80	110
	850	120	70
le 21-8-1963	230	40	60
$A_1 = 0,0155$ mc.	280 $M = 345$	80 $M_1 = 80$	120 $M_2 = 90$
	$\sigma = 200,2$		
	450	800 $\sigma_1 = 40,5$	900 $\sigma_2 = 30,5$
	500		
	200		
	180		
	450		
	5170		

TABLEAU 4. — Approvisionnements comparés de deux lots d'ouvrières, par les mêmes nourrices, dans des caquettes triples. L'un des lots est constitué par des individus qui proviennent du même nid, l'autre par des individus étrangers qui se sont alimentés auparavant aux mêmes sources de nourriture.

Les résultats sont exprimés en c.p.s. nets.

Pour 10 expériences: $M_1 = 88$ $M_2 = 85$ $n_1 = 100$

$\sigma_1 = 30$ $\sigma_2 = 28$ $n_2 = 100$

$$S_d = \text{Erreur standard de la différence} \quad S_d = \sqrt{\frac{\sigma_1^2}{n_1} + \frac{\sigma_2^2}{n_2}} = 4,1$$

$$t = \frac{M_1 - M_2}{S_d} = 0,73$$

La différence n'est pas significative à 95 %, puisque, à ce degré de sécurité, $t = 1,96$.

tage dans notre exemple) celles qui provenaient de nids étrangers (ouvrières e) et qui se sont alimentées depuis plusieurs jours, dans la même salle d'élevage, aux mêmes sources de nourriture. Il est donc très probable que les ouvrières élaborent leur « odeur », ou leur « goût social », à partir de leurs approvisionnements. Elles peuvent ainsi facilement reconnaître des individus étrangers à leur société. Leurs possibilités de discrimination olfactive, ou gustative,

sont d'ailleurs très fines. Il est facile d'en faire la constatation de la façon suivante: si on place un récipient de miel au voisinage immédiat d'un nid de Guêpes, alors que plusieurs colonies viennent d'être mises en expérience dans le même local, ses ouvrières sont capables de reconnaître les individus étrangers qui ont été attirés par la nourriture, et qui viennent s'y approvisionner. Elles manifestent à leur rencontre un comportement nettement agressif: elles les mordillent, les palpent très activement, s'agrippent à leurs ailes et à leurs tarses. L'intruse est presque toujours expulsée de la source de nourriture et peut se trouver amputée d'une aile ou d'une patte. L'odeur du miel ne suffit donc pas à masquer l'odeur (ou le goût social) de l'intruse, qui doit être vraisemblablement élaborée à partir de la nature des approvisionnements successifs, ce qui entraîne une finesse de reconnaissance très grande.

Les expériences précédentes montrent donc, de façon générale, le rôle essentiel de l'olfaction, ou de la gustation, dans la reconnaissance des individus de la même société. Nous n'avons pas étudié les différences éventuelles d'odeurs entre les parties corporelles fractionnées, étant donné qu'au moment de la formation d'un contact trophallactique, la tête est, apparemment, le seul pôle d'attraction des deux partenaires; elle transporte une odeur indicative de celle du corps. Comme FREE (1956), nous pensons que les volumineuses glandes mandibulaires sont responsables, pour la plus grande part, de l'élaboration de cette « odeur sociale ».

Cependant, bien que nous n'ayons pas mis en évidence un pouvoir attractif particulier de l'abdomen, il s'y ajoute peut-être l'influence des sécrétions des massifs de glandes monocellulaires que BORDAS (1908) a décrites sous la cuticule des trois derniers sternites abdominaux. Nous avons trouvé, de façon constante, ce type de glandes, aussi bien chez les ouvrières que chez la fondatrice. Mais nous n'avons pas constaté de différences anatomiques ou cytologiques entre les tissus glandulaires des ouvrières de la même colonie, et de celles qui appartenaient à des nids différents. Il est possible que l'analyse biochimique de ces sécrétions et l'histochimie des cellules glandulaires fassent apparaître des différences. C'est un des buts de nos prochains travaux.

2. — L'ATTRACTION PRÉFÉRENTIELLE ET TEMPORAIRE DE CERTAINS INDIVIDUS.

En dehors de l'interattraction spécifique qui permet aux individus du même nid de se reconnaître, il existe, dans la même colonie, des individus qui sont plus attractifs que d'autres, le plus souvent de façon temporaire. Leurs glandes mandibulaires et leurs massifs de glandes monocellulaires sternales ne présentent pas de différences anatomiques ou cytologiques avec ceux des autres individus. En outre, leur caractère plus attractif est temporaire. Aussi, sans rejeter

l'hypothèse de sécrétions glandulaires qualitativement différentes, nous avons recherché si cette attraction préférentielle n'avait pas une cause plus apparente. Nous avons en effet remarqué que les ouvrières les plus attractives avaient un jabot bourré de réserves. Ce phénomène est d'une grande constance. Il n'est donc pas douteux que les réserves entreposées dans le jabot d'une ouvrière jouent un rôle essentiel dans l'attraction de ses sœurs, plus démunies. L'abondance des réserves nutritives n'est pas le seul facteur en cause, car, lorsqu'elles sont liquides, et à base de substances sucrées, elles sont plus attractives que lorsqu'elles sont surtout constituées de broyats d'insectes.

La chimiosensibilité joue donc un rôle incontestable dans la formation des contacts trophallactiques, puisqu'elle détermine des attractions préférentielles entre les Insectes. Cependant, ce facteur ne suffit pas à expliquer la formation d'une trophallaxie, puisqu'une Guêpe, sans antennes, attirée par une autre, ne réussit pas à la retenir de façon durable. Dès lors, il importe d'examiner avec soin le rôle des antennes.

C. — IMPORTANCE DES ANTENNES

FREE (1956) a montré, au moyen de sa technique particulière, que les antennes fournissent un stimulus de contact, nécessaire à l'Abeille solliciteuse pour obtenir sa nourriture avec le maximum d'efficacité ; leur amputation, par contre, ne perturbe pas le comportement d'offre. Il note qu'il est possible de leur substituer des leurres. Nous verrons plus loin l'influence des sections d'antennes sur le déroulement des contacts trophallactiques. Notre but est de montrer auparavant quel est leur rôle dans l'établissement proprement dit de ces contacts. Nous avons utilisé plusieurs procédés.

a) *Utilisation de leurres inertes avec des antennes artificielles.*

Les leurres sont constitués par une tête de Guêpe fraîchement sacrifiée, dont les antennes ont été sectionnées : ces dernières sont remplacées par des fils d'acier, de diamètre sensiblement égal, que nous agitions mécaniquement par l'intermédiaire d'un générateur de basses fréquences qui fournit une bande passante de 10 à 20 000 Hertz. Nous y branchons un écouteur de téléphone à membrane sensible, sur laquelle sont fixés les fils métalliques figurant les antennes. Nous soumettons notre membrane métallique à des vibrations d'intensité et de fréquence variables (fig. 6). Toute la gamme des intensités et des fréquences a été utilisée.

Lorsque nous approchons un tel leurre animé des mandibules d'une autre Guêpe, elle s'y intéresse spontanément, mais jamais de façon durable. Elle porte ses antennes au contact des fils métal-

liques, mais n'est pas intéressée par leurs vibrations: en l'absence des stimulations antennaires ou « palpaïres » habituelles, elle rompt le contact. Si on pousse le leurre contre ses mandibules, elle adopte une position défensive, puis montre un comportement nettement agressif, identique à celui qu'elle manifeste à l'encontre d'individus ou d'objets mobiles étrangers: elle l'enserme avec vivacité entre ses pattes et le mordille avec force. En revanche, si nous agitions une des antennes métalliques dans l'espace intermandibulaire d'une ouvrière, on accentue l'ouverture de ses mandibules. Si on prolonge l'excitation, on provoque le plus souvent l'arrivée d'une régurgitation. Ceci montre déjà le rôle capital d'une stimulation, portée dans la zone intermandibulaire de l'individu sollicité, sur le déclenchement de ses régurgitations. Il faut aussi noter que n'importe quelle stimulation n'est pas efficace. En l'occurrence, seule une stimulation

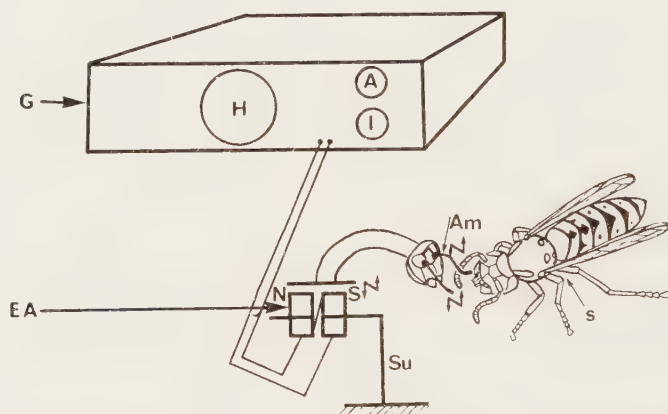


Fig. 6. — Dispositif électromagnétique de stimulation d'une ouvrière. La tête de Guêpe et l'ouvrière sollicitée (s) sont représentées à une échelle beaucoup plus grande que le dispositif. A, potentiomètre d'atténuation; Am, antenne métallique du leurre; EA, électroaimant; G, générateur; H, tambour des fréquences; I, potentiomètre d'intensité; N et S, pôles nord et sud de l'électroaimant; s, ouvrière sollicitée; Su, support; $\hat{N}$, sens des vibrations.

électromagnétique, effectuée à des fréquences variant de 20 à 100 Hertz, peut déclencher une régurgitation. Cependant, cette stimulation ne provoque jamais un contact de durée supérieure à 6 ou 7 secondes. Pour qu'il dure plus longtemps, il faut une succession de stimulations et de réponses antennaires bien spécifiques, qui ne peuvent être effectuées que par des Guêpes vivantes, suivant une fréquence déterminée, sur des organes tactiles précis, ainsi que nous le développerons plus loin.

b) *Utilisation de Guêpes vivantes mutilées:*

Nous avons sectionné l'abdomen de certaines ouvrières. Nous supprimons ainsi toute possibilité de régurgitation, en l'absence du jabot. Cette amputation a pour effet de faire adopter aux individus mutilés des réactions de sollicitation. Les mouvements antennaires de la Guêpe ainsi mutilée sont ceux que nous exposons dans la partie II de ce même chapitre.

Si les antennes de la Guêpe mutilée restent actives, et si, dans des pinces souples, on la présente de front à n'importe quelle autre ouvrière, on obtient deux types de comportement, selon le rang social de cette dernière.

L'ouvrière sollicitée est une Guêpe très dominante dans le groupe social: elle recule sous l'effet de la poussée du « leurre », puis adopte un comportement agressif. En aucun cas, on n'obtient de trophallaxie. On observe parfois que l'ouvrière sollicitée écarte légèrement les mandibules sous l'effet du passage d'une des antennes de la Guêpe mutilée dans son espace intermandibulaire. Mais l'ouvrière dominante intacte ne régurgite jamais.

L'ouvrière sollicitée est habituellement dominée: elle incline la tête latéralement ou se couche sur le côté, entr'ouvre ses mandibules et, selon ses besoins, se met à régurgiter ou à solliciter. On peut en effet obtenir des régurgitations, si on accentue la poussée mandibulaire de la Guêpe mutilée contre les mandibules de la sollicitée: il apparaît une goutte de substance liquide que la Guêpe mutilée peut ingérer avec avidité. On retrouve cette goutte à la sortie de l'œsophage de cette dernière. Il est ainsi possible de maintenir un contact durable pendant une dizaine de secondes, les antennes de la Guêpe mutilée venant balayer l'espace intermandibulaire de l'individu sollicité.

Les caractéristiques de ces comportements peuvent être résumées de la façon suivante: les antennes ont une importance capitale dans la formation des contacts trophallactiques, autant que dans leur maintien et leur renforcement; lorsqu'on sollicite un individu habituellement dominé, au moyen d'un leurre, il adopte spontanément une posture couchée. Le même individu, sollicité par une Guêpe dominante intacte, se met aussi immédiatement en posture couchée. Cette attitude corporelle est un premier signal gestuel qui renseigne une solliciteuse éventuelle sur le bas niveau social de sa partenaire. Si on effectue une contre-expérience, en présentant la Guêpe mutilée en position couchée, on n'obtient presque jamais de liaisons trophallactiques. Seules, les jeunes ouvrières peuvent être retenues, pendant quelques secondes, si on accentue la poussée mandibulaire de la Guêpe mutilée. La posture de départ, adoptée par la Guêpe sollicitieuse, traduit donc globalement un rang social, immédiatement reconnu par celle qui est sollicitée. L'inverse est également vrai.

c) *Les sections d'antennes.*

Cette méthode permet incontestablement de déterminer le rôle exact des antennes dans l'établissement et le maintien de la trophallaxie. Nous avons sectionné quelques-uns des 11 articles du funicule, ou l'antenne tout entière. Nous avons alors filmé systématiquement les relations des ouvrières mutilées avec d'autres individus intacts ou mutilés. Leurs comportements ont été suivis pendant plusieurs jours, après les sections (il ne semble pas que leur durée de vie s'en ressente, puisque nous en avons suivi pendant 3 semaines). Plusieurs types de réactions se présentent :

1 — *La Guêpe mutilée est solliciteuse.*

La Guêpe a une ou ses deux extrémités antennaires sectionnées (au niveau du 4^e article distal). Les sections qui concernent les 4 premiers articles distaux ne provoquent pas de changements notables dans les comportements d'offre et de demande de l'individu mutilé, quel que soit son âge, sauf si l'opération est effectuée moins de 24 heures après la naissance (la Guêpe mutilée est alors totalement désarmée, et n'obtient aucun contact durable).

La section antennaire concerne les 6 articles distaux. L'ouvrière mutilée n'est capable d'obtenir le contact trophallactique que dans des conditions exceptionnelles. Elle n'obtiendra de régurgitation qu'en sollicitant trois sortes d'individus : les approvisionneuses gavées, régurgitant spontanément, les ouvrières très jeunes et celles qui ont un rang social très bas.

Pour qu'une ouvrière de Guêpe puisse solliciter efficacement des régurgitations de nourriture à partir d'autres ouvrières qui ne soient ni gavées, ni jeunes, ni très bas dans l'échelle sociale, il faut que les 6 articles distaux de ses deux antennes soient intacts. A la suite de ces constatations, nous avons effectué une étude topographique et histologique de l'antenne d'ouvrière, dont les résultats sont consignés dans le chapitre VIII.

2 — *La Guêpe mutilée est sollicitée.*

Une Guêpe, aux antennes sectionnées, est, en revanche, très apte à régurgiter des substances liquides, quel que soit le niveau de la section, à la seule condition que ses palpes restent intacts. Elle ne répond pas, bien sûr, aux stimulations antennaires de la solliciteuse, mais continue à régurgiter, jusqu'à ce que les réserves de son jabot atteignent un certain seuil d'épuisement. Dans ce cas, elle ne peut évidemment pas déclencher de signaux antennaires pour indiquer l'approche de la rupture et l'arrêt de ses régurgitations, comme il s'en produit habituellement (chapitre IV, paragraphe 2). Elle est donc contrainte de rompre brusquement le contact man-

dibulaire. Nous verrons qu'une telle rupture entraîne souvent des manifestations particulières de dominance de la part de la solliciteuse, telles que des mordillements, des « agrippements », etc. Ceci montre déjà qu'une ouvrière, aux antennes sectionnées, peut perdre très rapidement sa dominance préexistante, puisqu'elle doit subir des manifestations agressives de la solliciteuse. Nous examinerons, plus loin, les changements de comportement qui interviennent au cours du contact trophallactique, après les sections d'antennes.

d) *Le mécanisme des déplacements antennaires dans l'établissement du contact trophallactique.*

En règle générale, une ouvrière est attirée par une autre à cause de ses riches possibilités de régurgitation, comme nous l'avons vu précédemment, ou de ses propres besoins qui induisent une recherche systématique de nourriture. Puis, dans le mécanisme général d'entrée en contact des deux partenaires, trois cas se présentent.

α — Les deux partenaires sont de niveau social voisin.

La Guêpe solliciteuse doit généralement effectuer plusieurs tentatives avant d'obtenir le contact avec la sollicitée. Tout d'abord elle incline légèrement la tête vers le rayon et pointe une de ses antennes vers les mandibules de sa partenaire. Elle effectue ensuite des mouvements antennaires de plus en plus appuyés et rapides, jusqu'à ce qu'une de ses antennes arrive entre celles de la Guêpe sollicitée. Elle recourbe cette antenne et tente de l'insinuer entre les mandibules de sa partenaire. Ceci déclenche l'ouverture des mandibules de cette dernière, en même temps que le rabattement d'une ou de ses deux antennes qui viennent se mettre en contact avec celle de la solliciteuse. Cette dernière réaction déclenche elle-même l'arrivée de l'autre antenne de la solliciteuse qui retient et repousse l'antenne homolatérale de la sollicité, jusqu'à ce qu'elle se déplie vers l'arrière. Les deux antennes de la solliciteuse se trouvent alors entre celles de la sollicitée, ce qui favorise la rencontre des deux paires de mandibules. Les deux partenaires effectuent ensuite des déplacements antennaires caractéristiques, nécessaires à la dynamique de la trophallaxie: la première antenne de la solliciteuse s'insinue entre les mandibules de la donneuse, et les fait s'écarter jusqu'à ce que les deux langues entrent en contact. Pendant ce temps, la deuxième antenne empêche l'antenne homolatérale de la donneuse de se rabattre à la jonction mandibulaire. Elle glisse sous les mandibules de cette dernière et se met au contact de ses palpes. Cette entrée en trophallaxie est caractérisée par la succession de schémas de la fig. 7. La durée de ces phases préliminaires à la trophallaxie peut durer de 1/15^e à 1/5^e de seconde. Le contact trophallactique, ainsi établi, va se poursuivre selon un

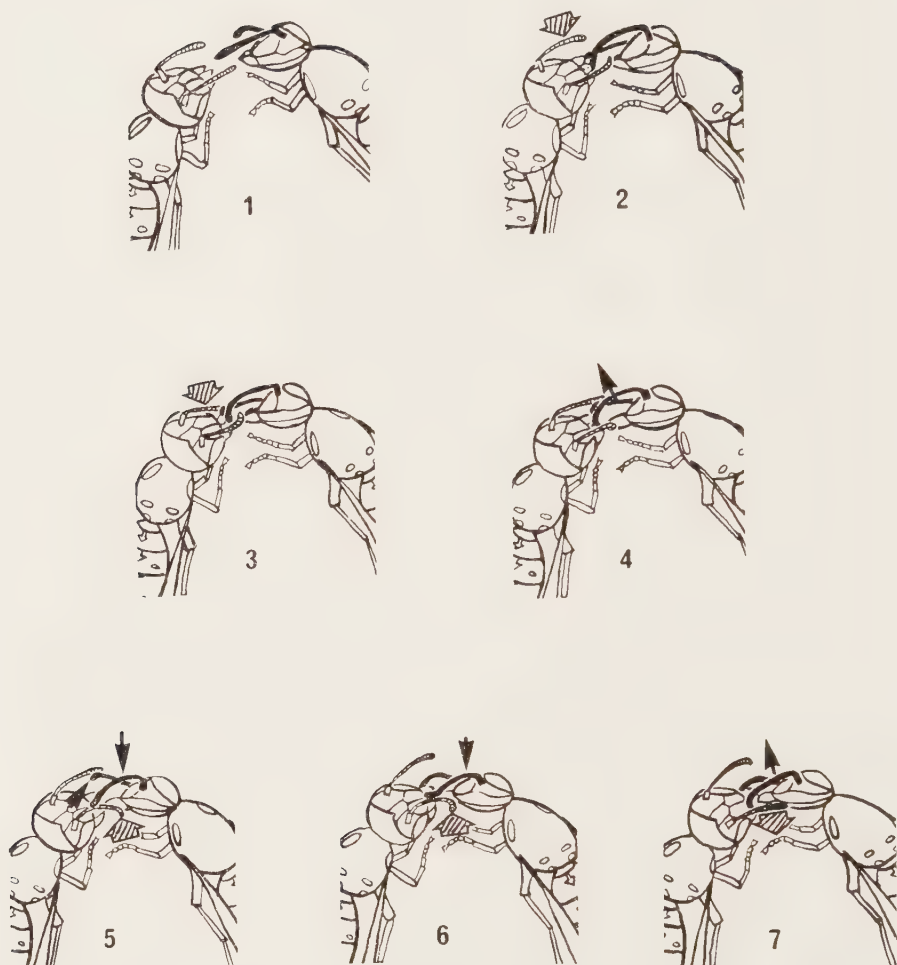


Fig. 7. — Succession des réactions interindividuelles qui permettent à une Guêpe solliciteuse d'entrer en contact trophallactique avec une autre ouvrière (explications dans le texte). A gauche, l'ouvrière sollicitée; à droite, l'ouvrière solliciteuse (antennes en noir); ■■■ Réactions antennaires de la sollicitée; —> Réactions antennaires de la solliciteuse.

processus de stimulations et de réponses que nous analyserons plus loin. Au moment de cette entrée en contact, la solliciteuse renforce souvent ses stimulations antennaires par une manifestation particulière: elle détend une de ses pattes de la première paire sur les régions frontales ou clypéales de la donneuse (fig. 8). Si les stimulations de la solliciteuse ne sont pas assez appuyées ou fréquentes, la donneuse rabat une de ses antennes vers la jonction mandibulaire. La solliciteuse la repousse par une de ses pattes de la première

paire, et recourbe immédiatement son antenne active entre les mandibules de sa partenaire (fig. 9).

β — L'individu sollicité est très dominant.

La Guêpe sollicituse recherche le contact de la même façon que précédemment. Seule, sa posture est différente: elle aborde la partenaire en position latérale couchée et tente d'amener ses antennes au contact de ses régions mandibulaires et clypéales (fig. 10). La sollicitée, très dominante, repousse chaque fois ses sollicitations antennaires. Lorsque la sollicituse réussit à entrer en contact mandibulaire avec la sollicitée, celle-ci se détourne et n'en accepte pas

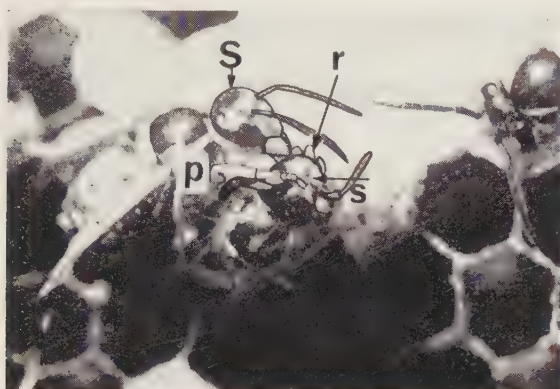


Fig. 8. — Renforcement d'une demande de contact trophallactique d'une ouvrière sollicituse (S) sur une autre ouvrière (s). *r*, régurgitation de substances liquides; *p*, patte droite de la première paire de la sollicituse.



Fig. 9. — L'ouvrière sollicituse (S) repousse l'antenne droite de l'ouvrière sollicitée (s), qui se rabattait à la jonction mandibulaire pour rompre le contact. *P*, palpes de la sollicituse, dirigés en érection vers la jonction.

la prolongation. Lorsque la première insiste, elle se fait attaquer par la sollicitée. Cette dernière lui mordille les pièces buccales, les antennes, puis l'ensemble de la tête (fig. 11).

γ — L'individu sollicitateur est très dominant.

Si la Guêpe sollicitée a des possibilités de régurgitation très réduites, elle relève ses antennes et garde ses mandibules fermées, malgré les déplacements fréquents et appuyés des antennes de la solliciteuse. Cette dernière la bouscule, la force à adopter une posture couchée, introduit ses mandibules entre les siennes, lui mordille la langue, les mandibules, la palpe activement, monte sur elle et



Fig. 10. — Une ouvrière de niveau social assez bas (S) tente d'entrer en contact avec une ouvrière très dominante (sd).



Fig. 11. — Manifestations de dominance (mordillements, agrippements) d'une ouvrière dominante (sd) qui vient d'être sollicitée par une ouvrière de niveau social beaucoup plus bas (S).

continue ses mordillements sur le thorax et l'abdomen. La solliciteuse peut continuer ses manifestations agressives pendant 2 à 3 minutes (fig. 8). En revanche, lorsque les réserves de son jabot sont en quantité suffisante, la sollicitée accepte d'emblée le contact mandibulaire et régurgite très rapidement, sans que les stimulations antennaires de la solliciteuse aient besoin d'être appuyées.

D. — CONCLUSION PARTIELLE

Il apparaît donc que la vision est peu importante dans la formation du contact trophallactique entre deux ouvrières. En revanche, l'olfaction, ou la chimioréception de contact, joue un rôle

essentiel dans l'attraction réciproque des individus de la même colonie et dans la reconnaissance de ceux qui proviennent d'autres nids: il n'est pas douteux que « l'odeur sociale » doit résulter d'un métabolisme spécifique, comme le suggère LECOMTE chez l'Abeille (1961). L'origine de ce métabolisme spécifique semble être dans la diversité des approvisionnements successifs. En outre, les interattractions préférentielles, au sein de la même colonie, sont dues essentiellement à l'abondance et à la qualité des réserves entreposées dans le jabot des ouvrières. Cette interattraction olfactive ne suffit pas à expliquer le mécanisme précis de l'entrée en contact proprement dite: ce sont des déplacements antennaires très précis et de grande fréquence qui en sont responsables. En effet, lorsqu'on sectionne les 6 articles distaux des antennes d'une ouvrière, qui n'a pas acquis les composantes majeures de la trophallaxie, elle n'arrive plus à obtenir ensuite de contacts trophallactiques. Les battements antennaires des ouvrières jouent donc un rôle essentiel dans la formation de ces derniers. Dans le paragraphe suivant, nous allons analyser avec précision la dynamique des contacts antennaires qui suit l'entrée en trophallaxie de deux ouvrières.

II. — ANALYSE DE LA DYNAMIQUE DES CONTACTS TROPHALLACTIQUES ENTRE DEUX OUVRIERES

Il semble que de nombreux biologistes aient été rebutés par l'analyse du mécanisme exact des échanges trophallactiques, à cause de la rapidité des battements antennaires et de la diversité apparente des modes de sollicitation et des postures. Au début de nos travaux, nous avons été nous-mêmes déroutés par cette complexité. En effet, on peut observer, à tout moment, des ouvrières sollicitieuses en posture couchée ou érigée, des sollicitées passives ou fébriles, sans qu'il y ait d'unité apparente entre ces comportements. A la température de 30°, fournie par une étuve, nous avons alors isolé des Insectes à partir de leur éclosion imaginale. Nous avons suivi systématiquement l'évolution de leurs comportements trophiques, en fonction de leur âge, de leur dominance et de leur caste.

Pour que cette étude soit vraiment concluante, nous avons analysé plus de 200 mètres de film, image par image. Notre travail a donc porté sur plusieurs milliers de vues. Grâce à cette technique, toutes les stimulations et les réponses des deux partenaires ont pu être détaillées, de façon très fine, un grand nombre de fois, si on considère qu'un cycle de réactions entre deux ouvrières ne dépasse jamais une seconde (rappelons que les prises de vue ont

été effectuées à la vitesse de 64 images par seconde). Nous avons d'abord établi un schéma général des stimulations et des réponses qui caractérisent le plus souvent un contact trophallactique entre deux ouvrières. Ensuite, nous avons mis en évidence les modifications et les complications de ce schéma, en fonction des rapports de dominance entre les deux Insectes et de la quantité de nourriture présente dans leur jabot. Enfin, des sections partielles ou totales d'antennes et de palpes nous ont permis de préciser le rôle de ces organes, selon que la section affectait la solliciteuse ou la sollicitée.

Les rapports de la fondatrice avec les ouvrières bénéficient de conditions favorables que l'on peut considérer sous l'angle d'une dominance particulière: nous les examinerons dans le chapitre IX. Quant aux mâles, leur morphologie et leur comportement sont nettement originaux par rapport à ceux des ouvrières: leurs rapports avec les autres membres de la communauté ne seront analysés qu'en dernier lieu (chapitre IX).

A. — SCHEMA GENERAL DES MECANISMES

Nous avons pris comme schéma général des mécanismes trophallactiques, celui qui apparaît de façon constante entre deux ouvrières, lorsque la donneuse n'est pas gavée et ne régurgite pas spontanément. En outre, ce schéma concerne des individus de dominance voisine, la solliciteuse adoptant d'emblée une posture couchée pour faire régurgiter sa partenaire (fig. 12). Nous éliminons ainsi les postures ou comportements accessoires qui apparaissent entre deux individus éloignés l'un de l'autre dans l'échelle sociale, ainsi que nous le verrons plus loin. En effet, les ouvrières peuvent adopter,

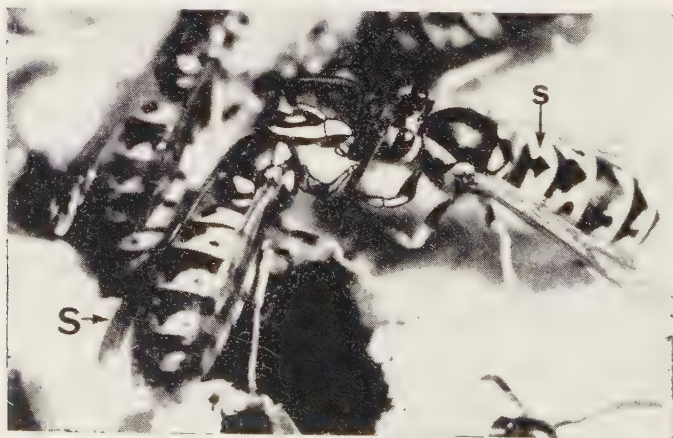


Fig. 12. — Postures de deux Guêpes de niveau social voisin, au cours d'un contact trophallactique. S, ouvrière solliciteuse; s, ouvrière sollicitée.

au cours d'un contact trophallactique, des postures très diverses, selon leurs rapports de dominance: la sollicituse peut se présenter en position érigée ou latérale couchée, en face de la sollicitée qui peut elle-même se trouver dans l'une ou l'autre de ces deux positions. Nous en examinerons les causes et les modalités, à mesure que nous progresserons dans l'exposé. La fig. 13 montre les postures les plus fréquentes, adoptées par les deux partenaires. Dans ces conditions, les déplacements antennaires des deux ouvrières sont en rapport avec le déclenchement et la continuité des stimulations tactiles et olfactives qui provoquent et maintiennent les régurgitations de nourriture.

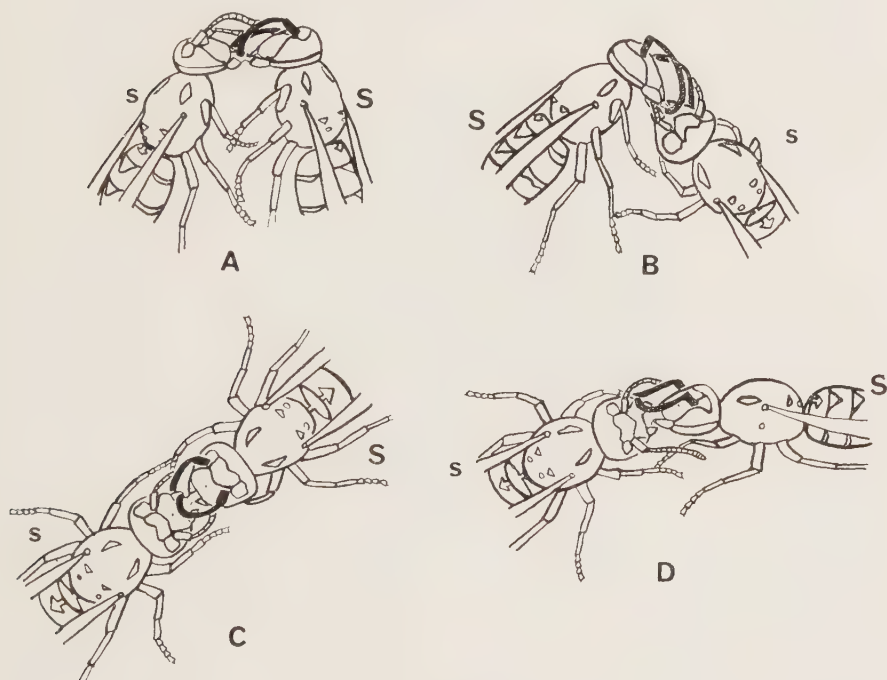


Fig. 13. — Postures les plus fréquentes adoptées par deux ouvrières de *Paravespula germanica*, au cours d'un contact trophallactique. S, ouvrière sollicituse (antennes en noir); s, ouvrière sollicitée.

A) Les deux ouvrières sont au bas de l'échelle sociale. Elles adoptent d'emblée une posture latérale couchée.

B) Les deux ouvrières sont au milieu de l'échelle sociale. L'ouvrière sollicituse adopte une posture latérale couchée, l'ouvrière sollicitée reste en posture érigée.

C) L'ouvrière sollicituse est très dominante: elle adopte d'emblée une posture érigée. L'ouvrière sollicitée est aussi très dominante: elle est en posture érigée, garde ses antennes de façon constante au contact de celles de sa partenaire et contrôle les mouvements de ses pattes.

D) L'ouvrière sollicituse est très dominante: elle adopte d'emblée une posture érigée et force sa partenaire de bas niveau social à se coucher sur le côté droit.

1. — LES POSTURES DES INSECTES ET LES DÉPLACEMENTS ANTENNAIRES ET « PALPAIRES ».

Il est d'abord commode d'attribuer une dénomination pratique à chaque antenne, qui tienne compte de sa position par rapport aux postures des deux Insectes. Arbitrairement, nous appellerons antenne extérieure de la solliciteuse, celle qui est la plus éloignée du rayon où se déroule la trophallaxie ; par exemple, si la solliciteuse est couchée sur le côté droit, nous donnerons à l'antenne gauche, le nom d'antenne extérieure (fig. 14). La deuxième antenne sera appelée intérieure : c'est la plus proche du rayon. Quant à la donneuse, nous repèrerons ses antennes par l'adjectif correspondant réellement à leur latéralité (antenne droite ou gauche).



Fig. 14. — Positions des antennes de deux ouvrières, au cours d'un contact trophallactique. S, ouvrière solliciteuse; AE, antenne extérieure de la solliciteuse; AI, antenne intérieure de la solliciteuse; s, ouvrière sollicitée.

Dans le cas qui nous préoccupe, la solliciteuse adopte d'emblée une posture couchée sur le côté, en face de l'ouvrière sollicitée qui reste en position érigée, les antennes écartées et les mandibules plus ou moins ouvertes, selon la phase de stimulation. Les réactions des deux partenaires sont indépendantes de la posture latérale droite ou gauche, adoptée par la solliciteuse au départ. Lorsque les pattes ne participent pas activement aux stimulations et aux réponses, elles occupent des positions sensiblement conformes à celles de la fig. 12 ; sinon, la patte avant extérieure de la solliciteuse se détend et vient s'appuyer sur le front ou la région clypéale de la donneuse, comme il a été vu sur la fig. 8. Nous verrons plus loin la signification de ces réactions.

L'antenne extérieure est animée de mouvements très actifs de balayage sur les antennes, les mandibules, les régions frontales ou clypéales de la donneuse ; l'antenne intérieure effectue des mouvements de va et vient le long et sous le bord mandibulaire de la donneuse, situé de son côté. Elle se courbe par moment à la jonction contre le pont de substances régurgitées qui réunit les deux Insectes. Les palpes labiaux de la solliciteuse sont très actifs et constamment dirigés en érection vers la jonction mandibulaire. Les palpes maxillaires peuvent avoir cette même orientation, ou être dirigés vers le rayon.

Les antennes de la donneuse sont relativement passives, leurs mouvements beaucoup moins rapides et appuyés que ceux de la solliciteuse. L'observation globale permet déjà de penser que ces mouvements sont en rapport avec les stimulations antennaires de la solliciteuse. Les palpes de la donneuse sont dirigés latéralement et obliquement vers le rayon ; ils se pointent par instants vers la jonction mandibulaire.

2. — INTERACTION DES STIMULATIONS ET DES RÉPONSES DES DEUX PARTENAIRES.

Nous avons d'abord analysé avec soin (au 64^e de seconde près) les mouvements d'antennes et de palpes des individus en présence ; dans un deuxième temps, nous les avons rapportés aux zones balayées par ces organes et aux réactions qui les déclenchent. Bien que ces mouvements soient continus, nous les avons fractionnés et classés en phases pour aider le lecteur à les comprendre. La fig. 15 montre les pièces buccales sur lesquelles sont portées les stimulations antennaires de la solliciteuse. La fig. 16 et la succession des fig. 17 à 47 montreront avec précision les mouvements effectifs des antennes. Sur toutes ces figures, les réactions antennaires de la solliciteuse sont figurées par des flèches noires ; celles de la sollicitée par des flèches hachurées.

1^{re} phase: stimulation dans l'espace intermandibulaire de la donneuse.

L'antenne extérieure de la solliciteuse (que nous appellerons AE pour des commodités d'exposé) est sans cesse en mouvement et vient balayer, de façon bien ajustée, l'espace intermandibulaire de la donneuse. Cette antenne est responsable du déclenchement de la régurgitation ; la stimulation porte essentiellement sur la base des glosses et des paraglosses, les galéa et les lacinia des maxilles, et surtout la languette supérieure du labre (schémas 3, 4 et 5 de la fig. 17 et fig. 15). La quantité de substances liquides régurgitées est d'autant plus importante que la stimulation dure plus longtemps.

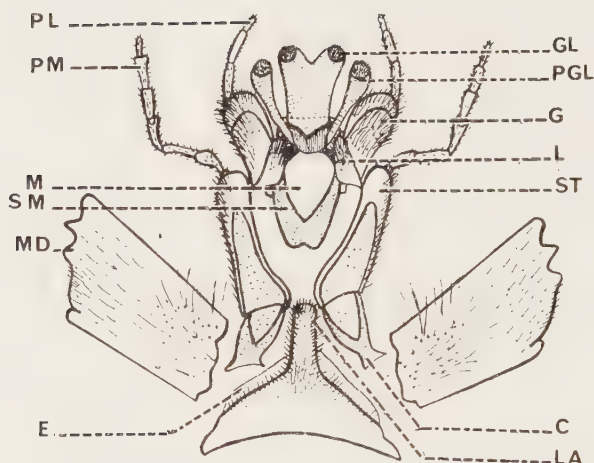


Fig. 15. — Pièces buccales intermandibulaires de la Guêpe *Parayespula germanica*. C, cardo; E, épipharynx; G, galéa; GL, glosses; L, lacinia; LA, labre; M, mentum; MD, mandibule; PGL, paraglosses; PL, palpe labial; PM, palpe maxillaire; SM, sub-mentum; ST, stipe.

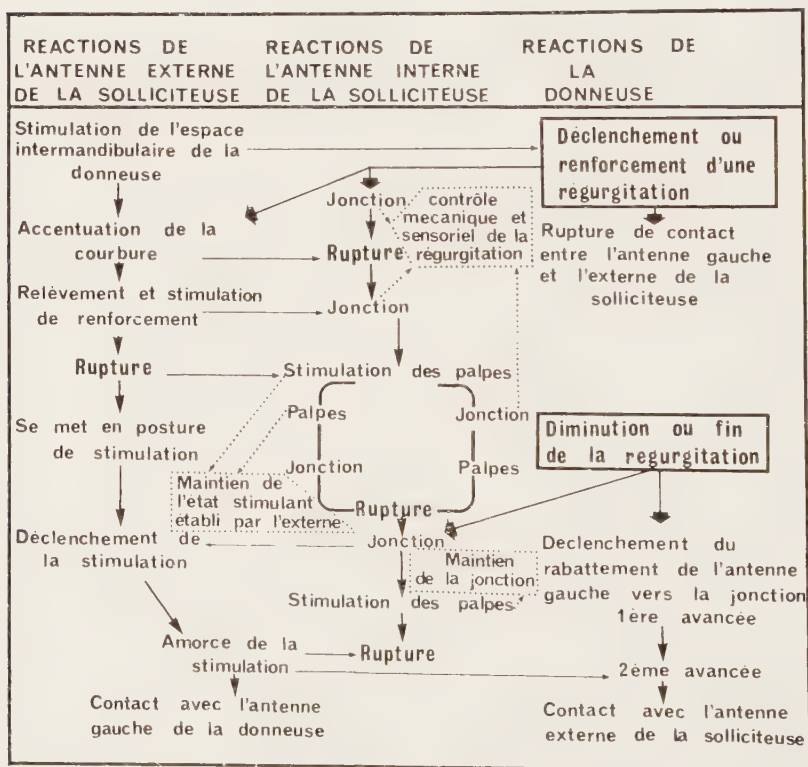


Fig. 16. — Schématisation des phases réactionnelles qui déclenchent et maintiennent les contacts trophallactiques entre les ouvrières de Guêpes du genre *Vespa*. —► Mouvements antennaires induits par le début ou la fin de la régurgitation de substances liquides à partir du jabot de la donneuse; —► Déplacements effectifs des antennes des deux partenaires; —> Réactions déclenchées par les déplacements antennaires;> Signification des réactions antennaires.

Nous verrons plus loin que, pour être efficace, la durée de cette stimulation doit être adaptée au rang social de la donneuse.

2^e phase: déclenchement des réponses.

Lorsque la « caresse » de AE atteint une certaine intensité, elle déclenche des réactions en chaîne remarquablement synchronisées au $1/50^{\text{e}}$ de seconde près (schémas 3, 4 et 5 de la fig. 17).

— L'antenne intérieure de la solliciteuse abandonne tout contact avec la jonction mandibulaire (contrôle quantitatif et qualitatif des substances régurgitées) et avec les palpes labiaux et maxillaires de

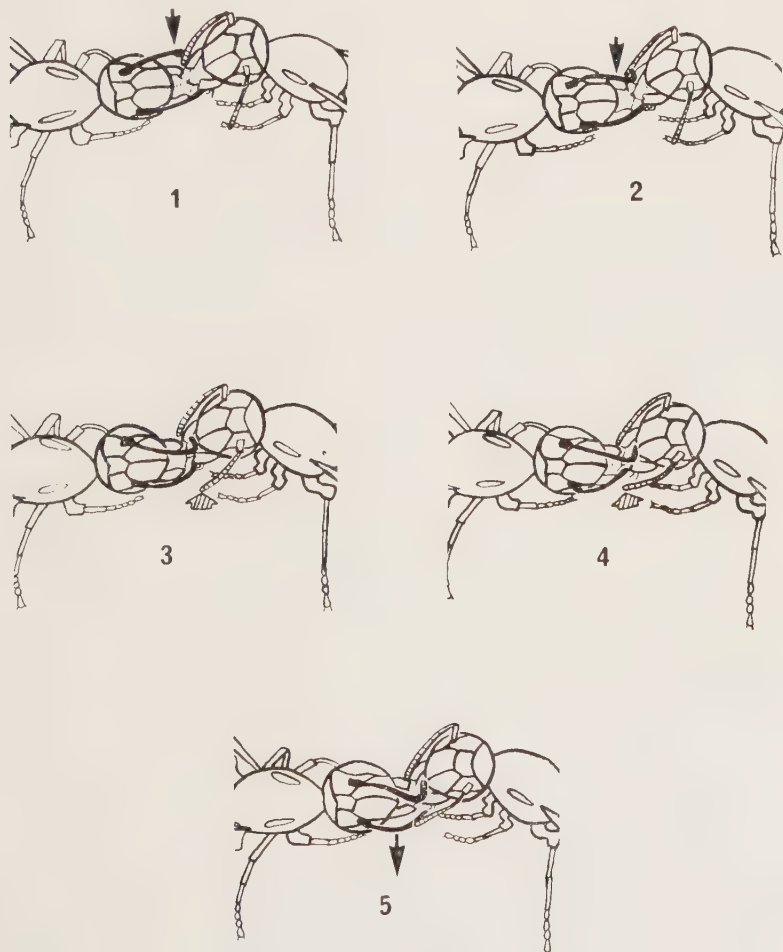


Fig. 17. — Déplacements antennaires de l'ouvrière sollicitée (à droite), sous l'effet de la stimulation antennaire portée par l'ouvrière solliciteuse (à gauche) dans son espace intermandibulaire. (Explications dans le texte.)

la donneuse (maintien d'un état stimulant, nécessaire pour sauvegarder le contact entre les deux partenaires: renforcement ou remplacement des stimulations de AE).

— La donneuse rabat son antenne gauche vers la jonction mandibulaire. Lorsque les deux partenaires sont très proches dans la hiérarchie sociale, ou lorsque la sollicitée est dominante, cette réac-

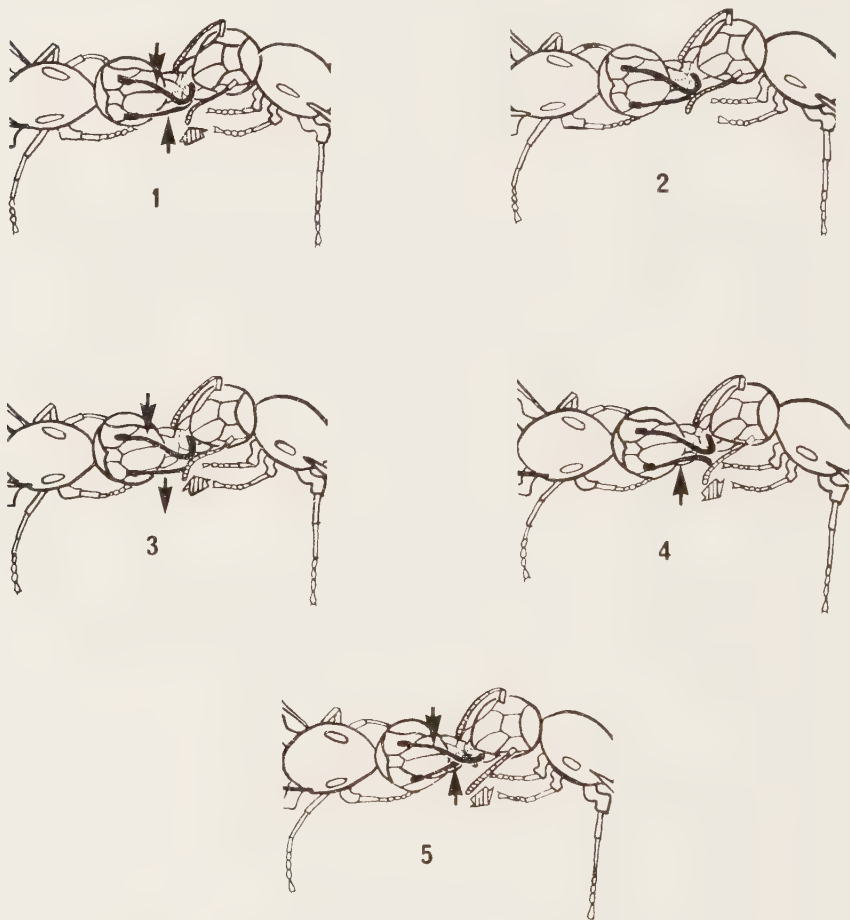


Fig. 18. — Suite de la fig. 17. (Explications dans le texte.)

tion est déclenchée par le simple contact de AE avec l'antenne droite de celle-ci. Dans tous les autres cas, il faut que AE exerce une certaine pression, ou séjourne pendant $10/64^{\circ}$ à $20/64^{\circ}$ de seconde dans l'espace intermandibulaire de la sollicitée. La rapidité de réponse de cette dernière est donc fonction du rapport de dominance entre les deux Insectes.

3^e phase: résultats de la stimulation (fig. 18).

La stimulation exercée par AE se poursuit par le passage successif de ses 6 premiers articles sur les pièces buccales intermandibulaires de la donneuse. Il en résulte un écartement plus grand des mandibules de cette dernière. En même temps, l'antenne intérieure revient immédiatement à la jonction et se met contre le pont de substances régurgitées (schéma 1 de la fig. 18). AE arrive ainsi au contact de l'antenne gauche de la donneuse (schéma 2), dont il convient de rappeler qu'elle avait déclenché le rabattement. Ces deux antennes restent accolées pendant 5 à 10 cinquantièmes de seconde (schémas 1 à 3) et c'est souvent à ce moment que se joue le maintien de la trophallaxie. La sollicitée referme toujours un peu ses mandibules pendant cette phase. Deux possibilités se présentent alors :

— si la donneuse conserve la pression de son antenne contre AE, on aboutit le plus souvent à une rupture du contact trophallactique ;

— si la « caresse » de AE peut se poursuivre sur le bord mandibulaire, sans que la donneuse ne s'y oppose par son antenne réactionnelle, elle renforce ou déclenche une régurgitation, dont l'abondance est fonction des réserves de cette dernière et de l'évolution de la « dominance de contact » des deux partenaires. L'arrivée et l'abondance des substances régurgitées sont étroitement contrôlées par l'antenne intérieure qui reste constamment à la jonction : elle ne la quitte que temporairement sous l'effet de la courbure de AE qui tend à repousser l'antenne gauche de la donneuse, et à prendre sa place le long du bord mandibulaire gauche de cette dernière (schémas 2 et 3).

4^e phase: renforcement ou déclenchement de la régurgitation.

L'arrivée de la régurgitation déclenche une autre série de réactions en chaîne (schémas 4 et 5 de la fig. 18) :

— L'antenne gauche de la donneuse se déplie latéralement, quittant ainsi tout contact avec AE ; puis elle s'immobilise, légèrement pointée vers la surface du rayon. En même temps, les mandibules de la donneuse s'écartent pour laisser passer le flot des substances régurgitées.

— AE reste courbée sur le bord mandibulaire gauche de la donneuse, son extrémité surplombant le flot de nourriture régurgitée. Nous verrons dans un prochain paragraphe que l'étude histologique de l'antenne nous a fait retrouver après VÖGEL (1920) l'existence d'un grand nombre de « sensilla basiconica » à l'endroit de la courbure et à l'extrémité de l'antenne : AE exercerait ainsi un contrôle olfactif de la nourriture régurgitée. En même temps, l'antenne intérieure effectue des mouvements de va et vient à la

jonction, exerçant non seulement un contrôle similaire de l'autre antenne, mais peut-être un rôle quantitatif plus précis, du fait qu'elle s'accôle franchement au flot de substance régurgitée (schéma 5). Il est important de noter qu'à ce moment, la position des deux antennes de la solliciteuse est incontestablement celle qui gêne le moins l'avancée des mandibules vers l'ingestion de la nourriture.

5^e phase: entretien de la stimulation de la donneuse (schémas 1, 2 et 3 de la fig. 19).

La régurgitation étant assurée, AE amorce un redressement vers l'extérieur, quitte tout contact avec la donneuse et se remet en posture de stimulation. Avec une synchronisation parfaite, l'antenne intérieure vient alors se mettre en contact avec les palpes et maintient ainsi l'état stimulant établi par AE: le contact trophallactique est sauvegardé. Pendant toute la séquence, où AE n'est plus en contact avec la donneuse, on assiste à un cycle de déplacements bien ordonnés de l'antenne intérieure. Par ses mouvements de courbure, elle se met au contact même de la nourriture régurgitée, glisse sous la mandibule gauche de la donneuse, se met en rapport avec les palpes et, après une très courte rupture, revient à la jonction, et ainsi de suite.

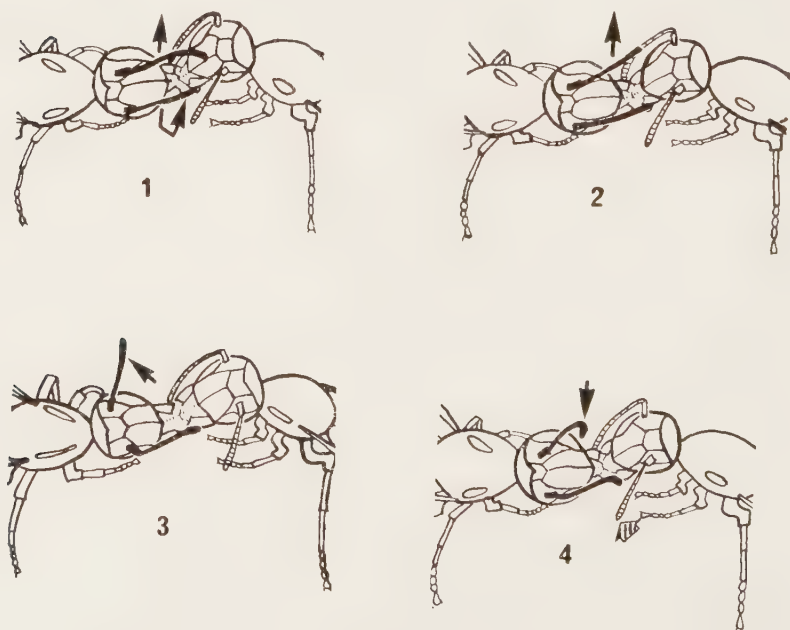


Fig. 19. — Suite de la fig. 18. (Explications dans le texte.)

6^e phase: diminution de la régurgitation.

En l'absence des stimulations de AE, la régurgitation diminue, ce qui déclenche des réactions antennaires bien ordonnées de la part des deux partenaires (schéma 4 de la fig. 19).

— Par son antenne intérieure, la solliciteuse est aussitôt renseignée sur la diminution ou la fin de la régurgitation, puisqu'elle en contrôle étroitement le débit. Elle déclenche alors une nouvelle stimulation par AE, comme dans la 1^{re} phase.

— L'antenne gauche de la donneuse amorce un rabattement vers la jonction, mais s'immobilise à mi-chemin: comme nous l'avons vu, c'est la stimulation de AE qui provoque son avancée décisive vers les mandibules.

7^e phase: épuisement du contenu du jabot de la donneuse.

Le cycle des stimulations et des réponses est ainsi bouclé. Cependant, il faut noter que, lorsqu'un certain seuil d'épuisement du jabot de la donneuse est atteint, l'antenne gauche se rabat brusquement à la jonction, avant la stimulation de AE (schéma 1 de la fig. 20): c'est le signal de rupture du contact trophallactique. L'antenne intérieure de la solliciteuse perçoit immédiatement cette réaction et se porte au contact des palpes, en attendant que AE se courbe et stimule de nouveau les éléments tactiles de l'espace inter-mandibulaire de la donneuse (schéma 2 de la fig. 20).

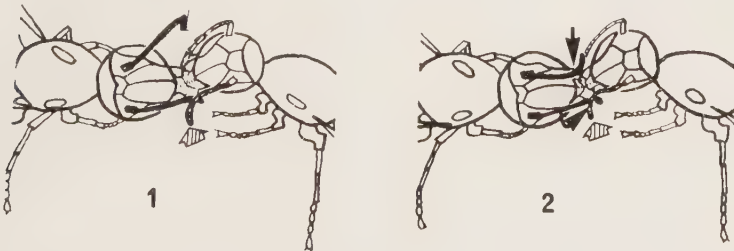


Fig. 20. — Suite de la fig. 19. Tentative de rupture du contact trophallactique par l'ouvrière sollicitée.

La trophallaxie peut être prolongée pendant deux ou trois cycles, ou même davantage, si la solliciteuse est nettement dominante. Mais, elle se trouve généralement rompue de cette façon (fig. 21), comme nous le verrons plus loin, de façon plus détaillée.



Fig. 21. — Mode de rupture d'un contact trophallactique. L'ouvrière sollicitée (s) rabat une de ses antennes (l'antenne gauche) dans le plan médian et se détourne de l'ouvrière solliciteuse (S). —► Sens de la poussée antennaire de l'ouvrière sollicitée (s).

3. — LA DURÉE DES CONTACTS TROPHALLACTIQUES ET DES DIFFÉRENTES PHRASES D'UN CYCLE.

La durée d'un contact trophallactique entre deux ouvrières est fonction de l'attitude de quête de l'ouvrière solliciteuse. En effet, le tableau 5 montre qu'une ouvrière très dominante, sollicitant en posture érigée, ne prolonge pas le contact autant qu'une autre,

DURÉE DES TROPHALLAXIES OBTENUES EN POSTURE ERIGÉE PAR DES SOLLICITEUSES A FORTE DOMINANCE	DURÉE DES TROPHALLAXIES OBTENUES EN POSTURE COUCHÉE PAR DES SOLLICITEUSES A DOMINANCE MOYENNE
4 s	30 s
5 s	30 s
6 s	35 s
8 s	27 s
8 s	18 s
26 s	22 s
M = 7 s 7	M = 29 s
4 s	22 s
6 s	28 s
5 s	30 s
10 s	28 s
5 s	36 s
6 s	45 s

TABEAU 5. — Etude comparative de la durée des contacts trophallactiques obtenus, d'une part, par des ouvrières solliciteuses dominantes, en posture érigée et d'autre part, par des solliciteuses à dominance moyenne, en posture couchée. Les résultats sont donnés en secondes.

située plus bas dans l'échelle sociale et sollicitant en posture couchée (les différences sont statistiquement significatives au seuil 99 %).

Lorsqu'on combine les différentes réactions possibles, un cycle de « stimulations-réponses » peut durer de 1/4 de seconde à 1 seconde. Les durées des phases se décomposent de la façon suivante :

a — Stimulation antennaire dans l'espace intermandibulaire de la donneuse : de 5/64^e à 30/64^e de seconde, en fonction de la diminution de ses régurgitations.

b — Déplacements de l'antenne réactionnelle de la sollicitée. Durée du rabattement à la jonction : 1/64^e à 3/64^e de seconde, selon le degré de réplétion, puis d'épuisement des réserves. Durée du contact avec la ou les antennes de la solliciteuse : 3/64^e à 8/64^e de seconde, selon le degré de réplétion, puis d'épuisement des réserves.

c — Durée de la phase pendant laquelle l'antenne extérieure de la solliciteuse reste sur le bord mandibulaire de la donneuse : 3/64^e à 15/64^e de seconde, selon le degré de dominance des deux partenaires.

d — Durée de la stimulation de renforcement portée par l'antenne extérieure de la solliciteuse : 2/64^e à 8/64^e de seconde, selon l'abondance de la régurgitation.

e — Durée de la phase de « silence » (non stimulante) de l'antenne extérieure de la solliciteuse : 2/64^e à 20/64^e de seconde, selon le degré de dominance de celle-ci.

Il y a donc une adaptation très nette de la durée des stimulations et des réactions antennaires des deux partenaires, en fonction de 3 facteurs : le degré de réplétion ou d'épuisement du jabot de l'ouvrière sollicitée ; l'abondance de chaque régurgitation ; le niveau de dominance des 2 partenaires.

4. — FORMALISATION DES STIMULATIONS ET DES RÉPONSES DANS LE SCHEMA GÉNÉRAL.

A la manière de HULL (1942, 1943, 1950, 1952), nous avons tenté de formaliser les intercommunications tactiles qui se produisent dans le schéma général des contacts trophallactiques entre deux ouvrières (fig. 22 et 23). Nous avons ainsi codé les réactions antennaires pour mieux distinguer les « phrases » identiques ou analogues que nous pourrions rencontrer dans la suite de nos analyses.

CONCLUSION PARTIELLE

Les régurgitations de substances liquides à partir du jabot de la donneuse ne sont pas forcément continues. Elles sont renforcées

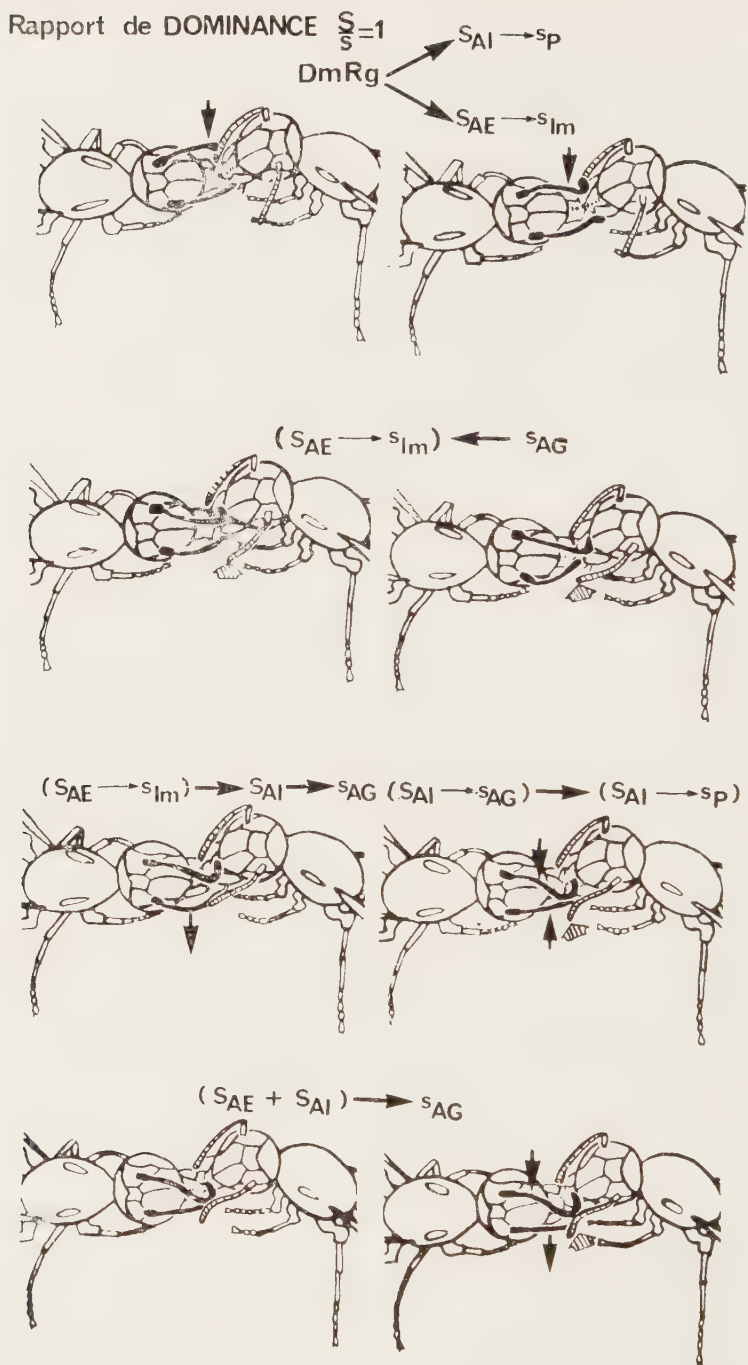


Fig. 22. — Formalisation des stimulations (de la solliciteuse) et des réponses (de la sollicitée, puis de la solliciteuse), qui assurent la continuité d'un contact trophallactique entre deux ouvrières d'égale dominance. La trophallaxie vient de commencer. L'ouvrière sollicitée a des réserves abondantes dans le jabot et répond à chaque stimulation de l'ouvrière solliciteuse, sans chercher à rompre le contact. Les petites flèches indiquent les déplacements effectifs de chaque antenne; les grandes flèches indiquent la ou les conséquences d'un déplacement antennaire. *AD*, antenne droite de l'ouvrière sollicitée; *AE*, antenne extérieure de l'ouvrière solliciteuse; *AG*, antenne gauche de l'ouvrière sollicitée; *AI*, antenne intérieure de l'ouvrière sollicitée; *Cr Rg*, contrôle de la régurgitation; *Dc*, déclenchement; *D ext*, départ de l'antenne extérieure de la sollicitée; *Dm Rg*, diminution de la régurgitation; *Rf Rg*, renforcement de la régurgitation; *S*, ouvrière solliciteuse; *s*, ouvrière sollicitée; *slm*, espace intermandibulaire de la sollicitée; *sp*, palpes de la sollicitée.

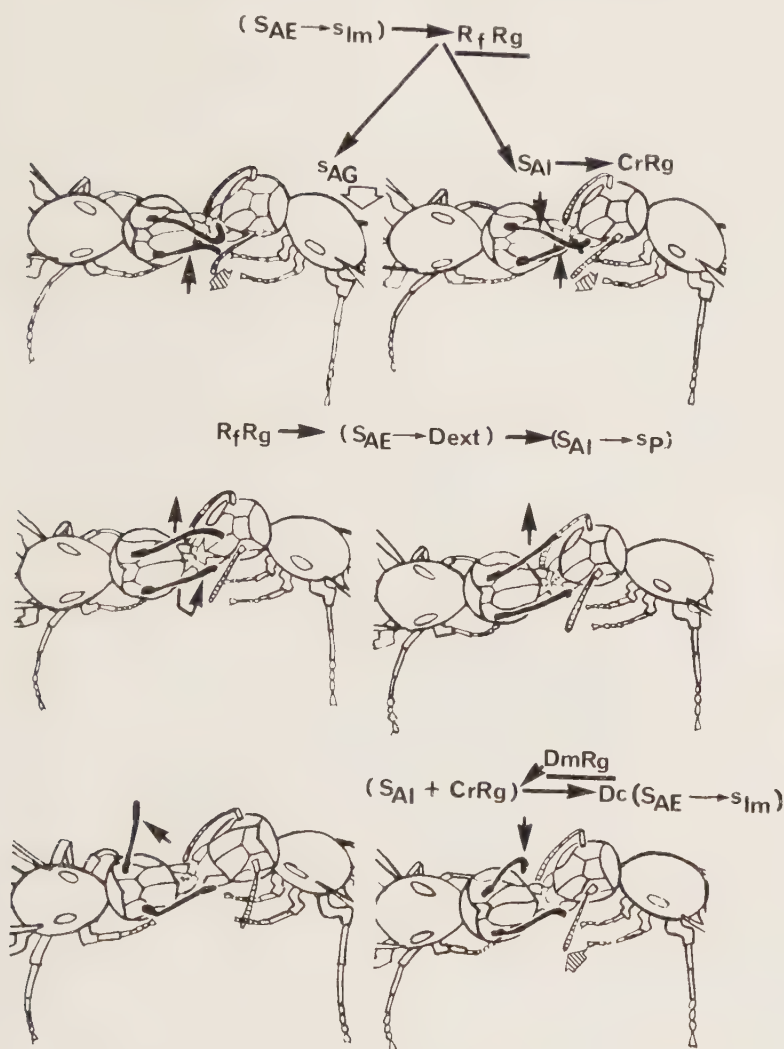


Fig. 23. — Suite de la fig. 22.

ou déclenchées, de façon intermittente, par des stimulations précises et bien adaptées, portées par la solliciteuse.

L'antenne extérieure de la solliciteuse est responsable du déclenchement des régurgitations, grâce à ses courbures appuyées et précises sur les pièces buccales intermandibulaires de la donneuse.

L'antenne intérieure permet à la solliciteuse de maintenir à tout moment le contact par des stimulations adaptées des palpes de la partenaire; en outre, elle doit jouer un rôle prépondérant dans le contrôle quantitatif et qualitatif des régurgitations.

La donneuse réagit en fonction des stimulations de la solliciteuse, puis de ses propres possibilités de régurgitation, lorsque son jabot se vide. Les fig. 15, 22 et 23 montrent que ces réactions sont remarquablement synchronisées, au $1/50^e$ de seconde près.

Il faut d'ailleurs remarquer le synchronisme parfait de toutes les réactions antennaires. Par exemple, lorsque l'antenne extérieure de la solliciteuse se relève, son antenne intérieure se met au contact des palpes de la donneuse $1/64^e$ de seconde plus tard. Le « temps de réaction » est même légèrement inférieur à cette valeur, mais nous étions limités par la vitesse d'obturation de la caméra.

Les réactions antennaires sont donc l'expression d'un certain nombre d'intercommunications tactiles entre les deux partenaires du contact trophallactique. Nous en ferons la synthèse au cours de la discussion générale. Nous allons en préciser maintenant les variables par l'étude de leurs modifications, en fonction de la continuité de la trophallaxie, de l'épuisement des réserves de l'ouvrière sollicitée et de l'établissement concomittant de la « dominance de contact » de l'ouvrière solliciteuse.

B. — MODIFICATIONS POSSIBLES DU SCHEMA GENERAL

Le schéma précédent est le type même de la succession des stimulations et des réponses qui déterminent et maintiennent le contact trophallactique. Il correspond à une acceptation mutuelle du contact par les 2 partenaires, mais ses phases successives établissent progressivement une position privilégiée de la solliciteuse par rapport à la donneuse, sans préjuger les rangs sociaux préexistants. Aussi en résulte-t-il des modifications au fur et à mesure que le contact se poursuit. D'autres modifications surviennent lorsqu'une autre Guêpe tente de s'intercaler, ou du moins se trouve attirée par les régurgitations de substances liquides. Nous traiterons séparément ces nouveaux aspects des comportements trophallactiques, en respectant la succession des phases sur laquelle nous avons établi notre schéma général.

1. — MODIFICATIONS DU SCHEMA STIMULATIONS-RÉPONSES DUES A LA PROLONGATION DU CONTACT TROPHALLACTIQUE.

La prolongation du contact trophallactique entraîne une diminution des réserves de nourriture entreposées dans le jabot de la donneuse ; en même temps, la solliciteuse garde sa position privilégiée et ses stimulations permanentes. Dès lors, la donneuse va essayer, de plus en plus souvent, de rompre le contact. La solliciteuse

repoussera chacun de ses essais et portera sur ses pièces buccales des stimulations renforcées et prolongées.

a — Modifications de la première phase.

L'allure de la stimulation dans l'espace intermandibulaire de la donneuse varie très peu. Elle se caractérise toujours par une courbure de l'antenne extérieure de la solliciteuse, commençant au niveau des 5, 6, ou même 7^e segment distaux, et finissant le plus souvent par l'introduction de la pointe à l'intérieur de l'espace intermandibulaire de la sollicitée, comme l'indique la fig. 24. La caractéristique variable est la durée de la « caresse ». Si on dresse un diagramme représentant la durée des stimulations successives de la



Fig. 24. — Fin de la phase de stimulation des pièces buccales intermandibulaires de l'ouvrière sollicitée (s), par l'extrémité de l'antenne extérieure (AE) de l'ouvrière solliciteuse (S).

solliciteuse, dans l'espace intermandibulaire de sa partenaire, en fonction de la progression du contact trophallactique, on constate que le début du contact est caractérisé par une succession assez rapide de stimulations, alors qu'à la fin, la durée des « caresses » augmente de façon notable (fig. 25). Cette modification peut s'expliquer ainsi: elle correspond pour la solliciteuse à la nécessité d'accroître la durée de ses stimulations pour maintenir, non seulement le contact avec sa partenaire, mais aussi la continuité de ses régurgitations. En effet, au moment de l'établissement de la trophallaxie, la solliciteuse doit imposer une succession de stimulations rapides et ininterrompues pour retenir la sollicitée, surtout lorsqu'il y a une grande différence de rang social. Elle provoque ainsi une stimulation

très forte au niveau des organes tactiles intermandibulaires de sa partenaire. C'est, en grande partie, cet état stimulant qui lui permet de retenir cette dernière. L'arrivée des premières régurgitations modifie ce comportement. La solliciteuse assure alors une stimulation permanente de la sollicitée, en amenant son antenne intérieure au contact des palpes de celle-ci. Les « caresses » de l'antenne extérieure deviennent ainsi plus orientées vers le renforcement ou l'obtention des régurgitations que vers la stimulation proprement dite de l'ouvrière sollicitée. Il en résulte une prolongation de ces « caresses » dans l'espace intermandibulaire de cette dernière et par conséquent, une stimulation intermittente et prolongée de ses pièces buccales.

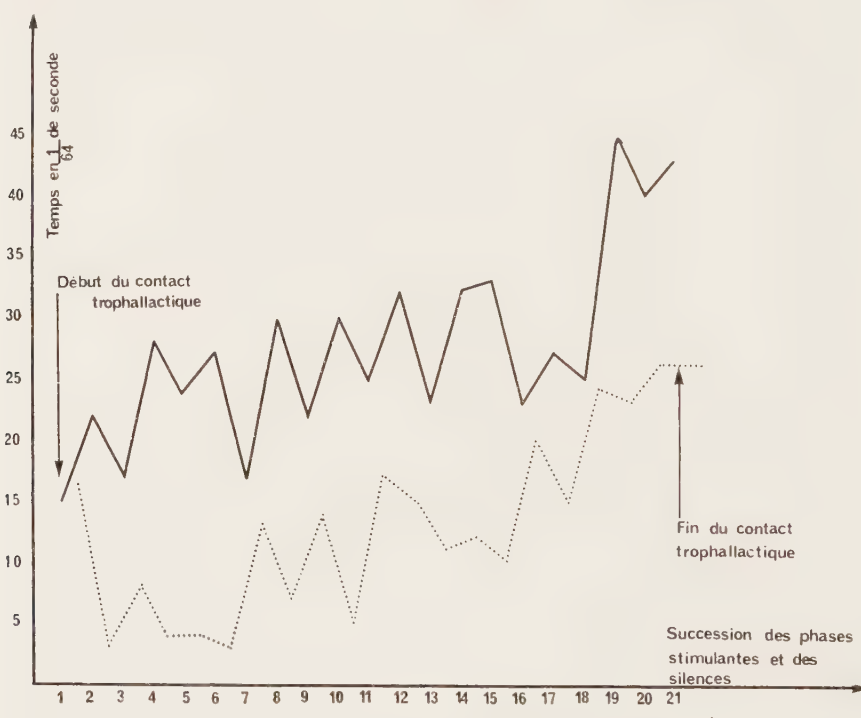


Fig. 25. — Augmentation de la durée des phases stimulantes (tracé en traits pleins) et des phases de « silence » (tracé en pointillés) de l'antenne extérieure de la solliciteuse, au fur et à mesure que le contact trophallactique se poursuit.

Le diagramme précédent peut être modifié par d'autres facteurs, tels que l'arrivée d'une nouvelle solliciteuse et l'établissement des dominances, comme nous le verrons dans les paragraphes suivants.

b — Modifications de la 2^e phase.

Le déclenchement de la « caresse » stimulante de AE est suivi, ainsi que nous l'avons vu, de réactions bien adaptées et synchronisées de l'antenne intérieure de la solliciteuse et des antennes de la donneuse. Les modifications suivantes peuvent être observées :

α) Lorsque la dominance de la solliciteuse n'est pas élevée, son antenne intérieure reste à la jonction mandibulaire et adopte une position curieuse (fig. 26), qui lui permet d'effectuer certains contrôles: par son recourbement au contact du flot de nourriture régurgitée, elle en contrôle étroitement le débit; par ses premiers articles appuyés contre la mandibule gauche de la donneuse, elle s'oppose à son écartement et prévient ainsi toute rupture. Sinon, AI se porte au contact des palpes qu'elle stimule rapidement, si la rupture n'est pas amorcée.

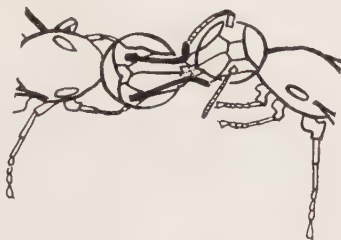


Fig. 26. — Position des antennes de l'ouvrière solliciteuse (à gauche), lorsqu'elles contrôlent la régurgitation de l'ouvrière sollicitée (à droite).

β) Lorsque le contact est bien établi entre les deux partenaires, le maximum d'excitation de la donneuse est atteint au moment où AE passe dans son espace intermandibulaire: la donneuse rabat alors son antenne gauche à la jonction. Lorsque ses possibilités de régurgitation déclinent et qu'elle cherche à rompre le contact trophallactique, le rabattement de son antenne gauche se fait dès que AE touche son antenne droite (schéma 1 de la fig. 27).

Ces modifications perturbent complètement le déroulement de la 3^e phase.

c — Modifications de la 3^e phase.

Le rabattement de l'antenne gauche de la donneuse atteint ici une très grande importance pour la suite du contact trophallactique. Cette antenne s'accole d'abord avec l'antenne intérieure de la solliciteuse, qui se trouve le plus souvent sur son passage.

Plusieurs possibilités se présentent alors.

α) La donneuse a des réserves et la dominance de la solliciteuse est bien établie: la recherche de contact sensoriel de la donneuse est satisfaite par la rencontre de l'antenne intérieure de la solliciteuse (schéma 2 de la fig. 27). En conséquence, elle accepte la poursuite du contact trophallactique et renforce ses régurgitations, comme dans le schéma de base. Le contact trophallactique se poursuit:

les possibilités de régurgitation de la donneuse diminuent et, en atteignant un certain seuil, déclenchent une sorte de signal d'alarme pour cette dernière. Dans ce cas, au cours de son rabattement vers la jonction, l'antenne gauche franchit le barrage de l'antenne intérieure en accentuant sa poussée (schéma 1 de la fig. 28). Elle rencontre alors AE qui arrive sur la mandibule gauche, à la fin de sa stimulation (schéma 2). Lorsque cette réaction se produit pour la première fois, le contact de l'antenne extérieure est en général suffisant pour que l'antenne gauche n'accroisse pas sa poussée et revienne en arrière (schéma 3).

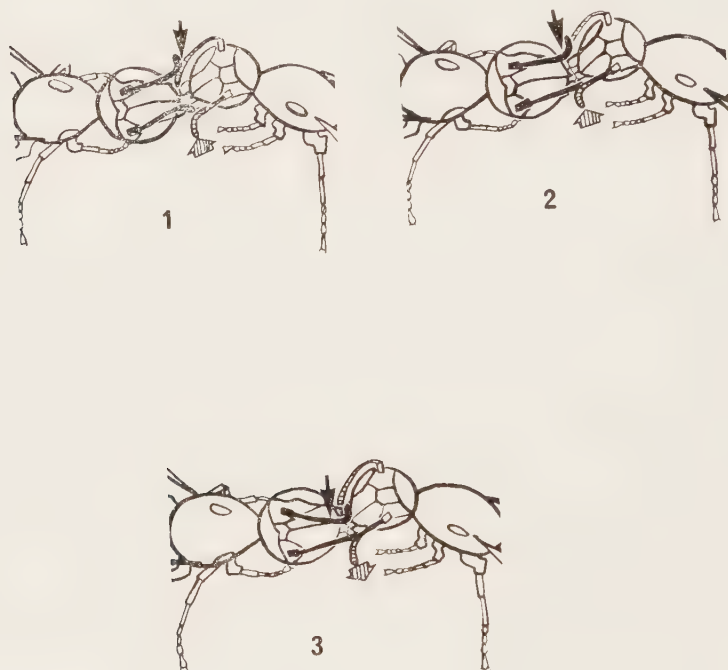


Fig. 27. — Lorsque ses réserves diminuent, l'ouvrière solliciteuse rabat son antenne réactionnelle (ici, l'antenne gauche) vers la jonction des mandibules, lorsque l'antenne extérieure de la solliciteuse touche son antenne droite (schéma 1). Mais, elle a encore assez de réserves et accepte la prolongation de la trophallaxie, lorsque l'antenne extérieure de la solliciteuse balaie ses pièces buccales intermandibulaires (schéma 3).

β) Les réserves de la donneuse atteignent un seuil critique: elle rabat son antenne gauche très rapidement à la jonction. Cette antenne rencontre l'antenne extérieure de la solliciteuse et tente de la repousser. La solliciteuse réagit contre cet essai de rupture, en accentuant la poussée de son antenne extérieure contre l'antenne gauche. L'antenne intérieure, qui avait quitté tout contact avec la

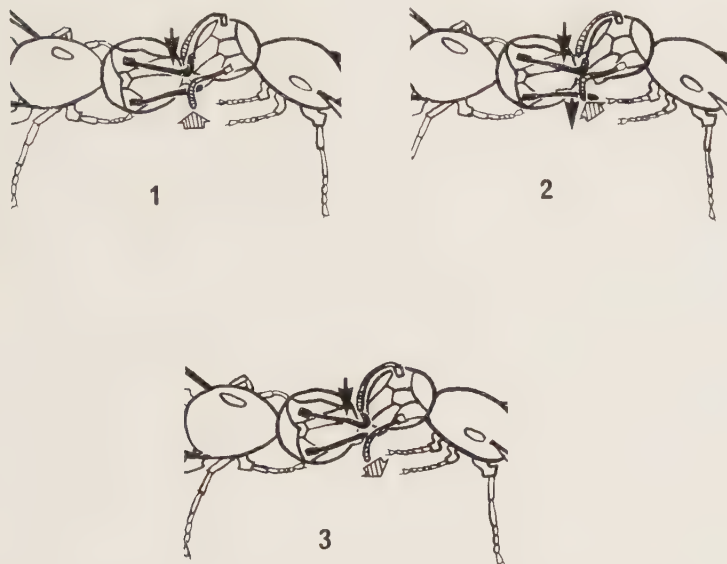


Fig. 28. — Accentuation du signal de rupture du contact trophallactique par l'ouvrière sollicitée (rabattement prolongé de son antenne gauche), lorsque ses réserves sont encore plus réduites qu'auparavant.

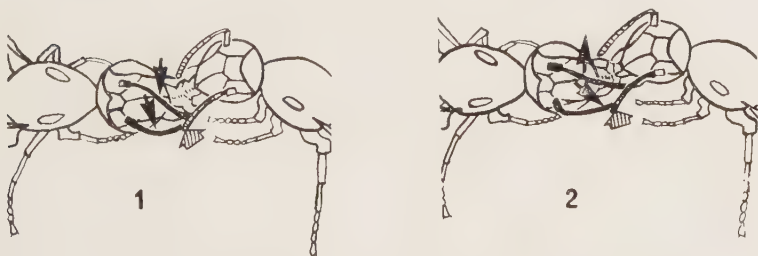


Fig. 29. — Déplacements antennaires des deux partenaires de la trophallaxie, lorsque les réserves de l'ouvrière sollicitée sont presque épuisées. Explications dans le texte.

donneuse au début de cette phase, revient très rapidement se mettre contre ses palpes ou son bord mandibulaire gauche. Elle participe alors avec AE au repoussement de l'antenne gauche (fig. 29). Deux possibilités se présentent alors :

— Si la sollicituse réussit à repousser l'antenne gauche de la donneuse, le contact est maintenu pendant 2 ou 3 cycles. La donneuse recommence alors son manège. Sinon, cette dernière referme ses mandibules et se retire en essayant d'échapper aux stimulations de la sollicituse, puisque AE continue à balayer sa région man-

dibulaire et tente de déclencher une nouvelle ouverture de ses mandibules. L'antenne intérieure tente de retenir le bord mandibulaire gauche de la donneuse qui se retire, ou se porte au voisinage de ses palpes qu'elle essaye d'atteindre ou de stimuler une nouvelle fois. Si la donneuse échappe à ces stimulations, le contact est rompu (fig. 21). *Dans tous les cas, ses contacts trophallactiques futurs porteront l'empreinte de cette rupture qu'elle n'a pas pu provoquer d'elle-même par ses premières tentatives. Lorsqu'elle sera sollicitée aussitôt après ce contact, elle se comportera comme un individu dominé: elle adoptera d'emblée une posture couchée.* En particulier, lorsqu'elle rencontrera l'ouvrière sollicitieuse qui lui a imposé la prolongation du contact, elle se couchera immédiatement, acceptera le contact et régurgitera, selon l'abondance de ses réserves, sous l'effet des stimulations.

— En revanche, si la donneuse arrive à rompre le contact avec la sollicitieuse par sa poussée antennaire à la jonction, comme le montre la fig. 21, elle sauvegarde son rang social par rapport à la sollicitieuse ; en particulier, elle reste dominante, si elle l'était au moment de l'entrée en trophallaxie.

Les modifications du schéma stimulation-réponses ont donc une très grande importance au cours de cette phase pour la continuité du contact trophallactique et l'établissement des suivants, puisque leur déroulement restera marqué par le précédent mode de rupture. Nous voyons ainsi apparaître une forme de dominance particulière dont il importe de préciser la nature. Elle a été acquise par une succession de stimulations et de réponses, dont la durée peut varier de 20 secondes à 1 minute au maximum. La solidité de cette dominance est fonction de la durée du contact trophallactique, au cours duquel elle a été obtenue. Elle sera d'autant plus forte que le contact aura duré plus longtemps. Nous l'appellerons « Dominance de contact » ; elle doit se gagner progressivement et n'est pas acquise d'emblée comme dans la « dominance subordination » qui existe chez les Oiseaux ou les Mammifères, et que PARDI (1948) avait voulu voir chez les Polistes.

Nous n'avons pas pu quantifier par un signe extérieur les seuils d'épuisement du jabot des donneuses. Mais, des dissections, effectuées immédiatement après les contacts, nous ont montré que, lorsque la donneuse avait tenté de rompre à plusieurs reprises, sans y parvenir, son jabot était presque ou même totalement vide.

d — Modifications de la 4^e phase.

Les modifications de cette phase ont été traitées en même temps que celles de la 3^e phase. Nous ne les en avons pas séparées, puisqu'elles forment un tout difficilement dissociable. On peut ajouter les légères modifications des déplacements de l'antenne intérieure,

qui n'affectent pas, d'ailleurs, les autres mouvements antennaires. L'antenne intérieure peut notamment quitter tout contact avec la donneuse, au moment où l'antenne extérieure vient prendre sa place sur le bord mandibulaire gauche de la donneuse ou même sous la mandibule. Il importe toutefois de faire une place plus grande à ses déplacements, lorsque l'antenne gauche de la donneuse accentue sa poussée à la jonction contre l'antenne extérieure: elle se porte alors contre les palpes qu'elle stimule rapidement pour maintenir un contact durable entre les deux partenaires. Cette stimulation peut être bénéfique, puisque l'antenne gauche ralentit alors sa poussée et se retire légèrement. On montre l'importance de cette stimulation, en sectionnant les palpes de la sollicitée. Dans ce cas, cette dernière accentue la poussée de son antenne réactionnelle sur AE. Le plus souvent, le contact trophallactique est ainsi rompu par l'ouvrière sollicitée dont on a sectionné les palpes.

e — Modifications de la 5^e phase.

Les modifications de cette phase concernent surtout les déplacements de l'antenne extérieure et les réponses correspondantes de l'antenne gauche de la donneuse. En effet, lorsque la régurgitation est particulièrement abondante, l'antenne extérieure reste plus longtemps recourbée sur le bord mandibulaire gauche de la donneuse, ses récepteurs olfactifs étant probablement très excités par les régurgitations abondantes de celle-ci. Puis, cette antenne enserre étroitement la mandibule gauche de la donneuse et glisse dessous, chassant l'antenne intérieure de sa position habituelle: en même temps, on note une avancée plus grande des mandibules de la sollicituse pour l'ingestion des substances liquides régurgitées (schéma 1 de la fig. 30). Ces déplacements antennaires correspondent toujours à des régurgitations abondantes de la donneuse. Ils sont fréquents au début d'un contact trophallactique, lorsque les réserves de cette dernière sont importantes. Ils ne déclenchent pas chez elle de réactions antennaires.

En début de trophallaxie, l'antenne extérieure se relève, en balayant le front ou le clypeus, comme le montre le schéma 1 de



Fig. 30. — 1, contrôle de la régurgitation par l'antenne extérieure de l'ouvrière sollicituse; 2, stimulation de renforcement portée par l'ouvrière sollicituse dans l'espace inter-mandibulaire de l'ouvrière sollicitée.

la fig. 19, ou en introduisant son extrémité dans l'espace intermandibulaire (fig. 24). Mais, la poursuite du contact trophallactique requiert des stimulations de plus grande durée. Aussi, au cours de son redressement vers l'extérieur, l'antenne extérieure repasse presque toujours dans l'espace intermandibulaire de la donneuse (schéma 2 de la fig. 30). Cette nouvelle stimulation déclenche presque toujours une ébauche de rabattement de l'antenne gauche vers la jonction: elle s'immobilise généralement à l'arrêt de cette stimulation de renforcement. Selon la durée des contacts obtenus, deux types de réactions sont alors possibles:

α) La régurgitation de la donneuse est abondante.

Lorsque la solliciteuse a solidement établi le contact trophallactique, grâce à la répétition de ses stimulations antennaires et l'acceptation concomitante de la donneuse, elle bénéficie de régurgitations abondantes et continues. Il en résulte les modifications suivantes dans le schéma réactionnel de la trophallaxie:

Après la « caresse » stimulante de AE dans l'espace intermandibulaire de la donneuse et le renforcement de ses régurgitations (schéma 2 de la fig. 30), l'antenne intérieure se porte au contact du flot de substances régurgitées (schéma 1 de la fig. 31). AE se met en posture de stimulation au contact de l'antenne droite de la donneuse (schémas 2 et 3 de la fig. 31). Comme la solliciteuse est renseignée par son antenne intérieure sur la continuité de la régurgitation, elle ne développe pas de nouvelles stimulations dans l'espace intermandibulaire de la donneuse: AE se relève vers l'extérieur pour se remettre une nouvelle fois en posture de stimulation (schémas 4 et 5 de la fig. 31). L'antenne intérieure contrôle ainsi en permanence l'arrivée des régurgitations et stimule très souvent les palpes. Par suite, la solliciteuse ne développe pas de nouvelles stimulations dans l'espace intermandibulaire de la sollicitée. Lorsque la régurgitation est continue, on assiste à plusieurs cycles de ce genre. Un peu plus tard, en raison de l'absence prolongée de stimulations de la solliciteuse sur ses pièces buccales, la donneuse rabat son antenne gauche à la jonction mandibulaire. La solliciteuse perçoit immédiatement ce déplacement antennaire et réagit en déclenchant la « caresse » habituelle de AE.

Cet exemple montre bien l'adaptation parfaite des stimulations de la solliciteuse aux réactions de la donneuse et inversement. Il y a ainsi dans toute trophallaxie une succession de stimulations et de contrôles tactiles et olfactifs, exercés par la solliciteuse sur sa partenaire. En revanche, cette dernière recherche avec elle des contacts antennaires fréquents, au moment de ses stimulations.

β) Les réserves de la donneuse s'épuisent.

La stimulation de renforcement de AE excite davantage la donneuse qui rabat son antenne vers la jonction mandibulaire;

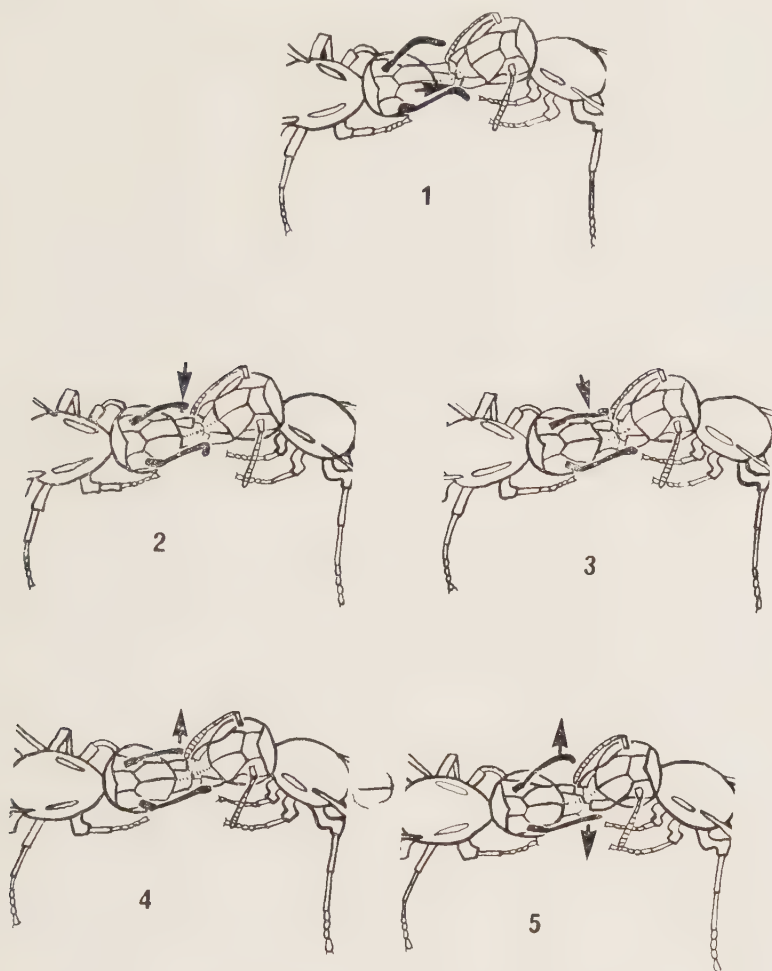


Fig. 31. — Déplacements antennaires de l'ouvrière solliciteuse, lorsque la régurgitation de l'ouvrière sollicitée est abondante. Explications dans le texte.

lorsqu'elle y arrive, AE vient de terminer son cycle de déplacements et de quitter ainsi tout contact avec la donneuse. L'antenne intérieure se met tout contre la mandibule gauche et tente de s'opposer à l'avancée de l'antenne gauche. On arrive alors à la phase de rupture du contact trophallactique.

f — Rupture du contact trophallactique.

Nous avons déjà vu un type de rupture dans une phase précédente. De façon plus générale, la rupture trophallactique peut résulter essentiellement de trois facteurs: l'inefficacité des stimu-

lations de la solliciteuse, elle-même fonction de son jeune âge ou de sa faible dominance ; l'épuisement des réserves du jabot de la donneuse caractérisé par un « seuil d'alarme » ; l'arrivée d'une nouvelle solliciteuse, plus dominante que la première. Ces trois facteurs peuvent s'ajouter. On distinguera ainsi deux types de rupture du contact trophallactique :

Premier type de rupture. Le plus souvent, la donneuse tente de rompre le contact avec la solliciteuse, lorsque l'antenne extérieure de celle-ci a fini son cycle de stimulations et se trouve relevée vers l'extérieur (entre les 5^e et 6^e phases). La donneuse rabat alors très rapidement son antenne gauche à la jonction des mandibules, lorsque l'antenne extérieure de la solliciteuse effectue sa stimulation de renforcement dans son espace intermandibulaire. Celle-ci perçoit immédiatement le déplacement de cette antenne et s'oppose à son avancée par son antenne intérieure. Mais l'antenne gauche franchit ce barrage, accentue sa pression contre la jonction mandibulaire et rompt le pont de substances régurgitées ou le contact des 2 langues, comme l'indique la fig. 21. La donneuse refuse alors la prolongation du contact avec la solliciteuse, en se déplaçant presque toujours dans le sens de poussée de son antenne réactionnelle (dans notre exemple, vers la droite).

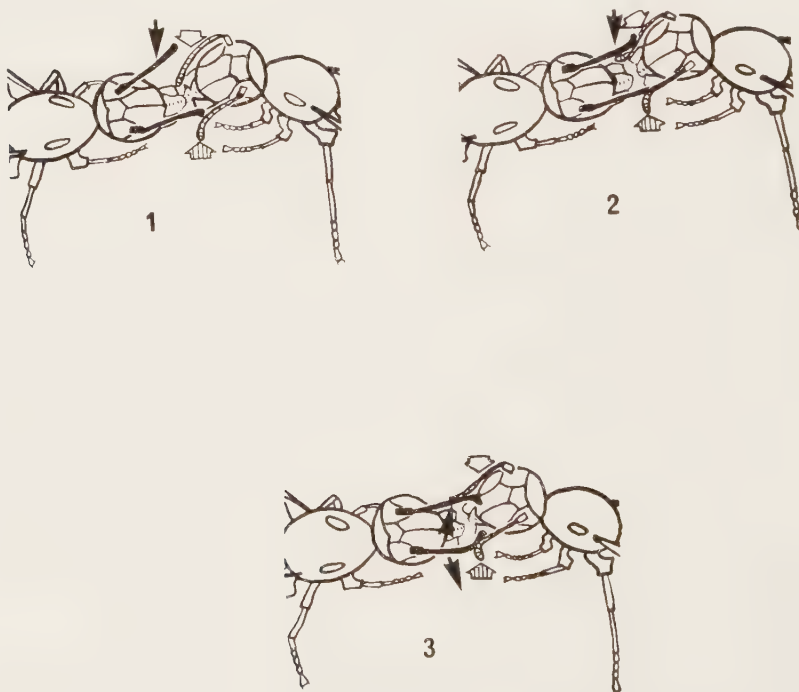


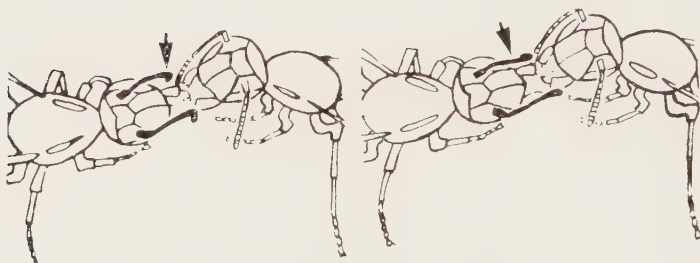
Fig. 32. — Mode de rupture d'un contact trophallactique par l'ouvrière sollicitée. Explications dans le texte.

Deuxième type de rupture. Lorsque l'antenne gauche de la donneuse est efficacement retenue ou repoussée par l'antenne intérieure de la solliciteuse, c'est l'antenne droite qui se rabat à la jonction mandibulaire et tente de la rompre. Dans ce cas, l'antenne extérieure de la solliciteuse, en position de stimulation vers l'extérieur, franchit le barrage de l'antenne droite, comme si elle allait balayer les régions mandibulaires et clypéales de la donneuse. Puis elle revient rapidement vers l'extérieur et repousse l'antenne droite (fig. 32). Le maintien du contact trophallactique dépend de la rapidité de cette réaction. Si elle excède $1/10^e$ de seconde environ, la donneuse a eu le temps de refermer partiellement ses mandibules et d'amorcer la rupture avec celles de la solliciteuse par un déplacement latéral de la tête. Ceci amène l'antenne intérieure de cette dernière à rompre tout contact avec les palpes et le bord mandibulaire gauche de la donneuse. En conséquence, cette antenne n'est plus assez longue pour stimuler les palpes de la donneuse, au moment où l'antenne extérieure repousse son antenne droite: les mouvements de va et vient de l'antenne intérieure demeurent inefficaces. L'antenne extérieure essaie de compenser cette absence de stimulations en se courbant dans l'espace intermandibulaire de la donneuse. Elle arrive ainsi à provoquer une nouvelle ouverture des mandibules, mais, en l'absence des stimulations permanentes portées par l'antenne intérieure, la donneuse n'est plus suffisamment stimulée et retenue: la rupture se fait alors par un rabattement simultané de ses antennes entre les 2 paires de mandibules. Malgré la rupture effective des mandibules, la solliciteuse réagit de façon synchrone et précise: ses deux antennes tentent une nouvelle fois de repousser celles de la donneuse. En même temps, elle avance les mandibules pour renouveler le contact mandibulaire, mais la donneuse réagit à son tour, en accentuant la pression de son antenne droite sur AE. A la suite du léger rapprochement des deux Insectes qui en résulte, l'antenne intérieure de la solliciteuse cherche aussitôt à se mettre en rapport avec les palpes et à maintenir sa pression contre la mandibule gauche de la donneuse. AE continue alors ses stimulations dans l'espace intermandibulaire de cette dernière. Mais, si elle déclenche effectivement l'ouverture de ses mandibules, elle ne suffit plus à maintenir la liaison mandibulaire: l'antenne intérieure n'est plus assez longue pour se mettre en rapport avec les palpes de la donneuse (Insectes trop éloignés l'un de l'autre). AE s'écarte alors pour repousser l'antenne droite de la donneuse, l'antenne intérieure venant prendre sa place dans l'espace intermandibulaire. Ces déplacements antennaires ne suffisent pas davantage à retenir la donneuse qui garde ses mandibules ouvertes, mais se détourne progressivement. La solliciteuse continue à balayer le tégument de la donneuse qui se déplace latéralement, après la rupture mandibulaire. Ce manège peut durer une seconde.

Réserves de s
ABONDANTES



$(S_{AI} \rightarrow J_{Md}) \rightarrow CrRg$



$\begin{array}{c} \nearrow (S_{AG} + S_{AD}) \rightarrow O \\ \text{Rg ab} \rightarrow (S_{AI} \rightarrow J_{Md}) \rightarrow CrRg \rightarrow (S_{AE} \rightarrow Dext) \\ \searrow R_f R_g \end{array}$

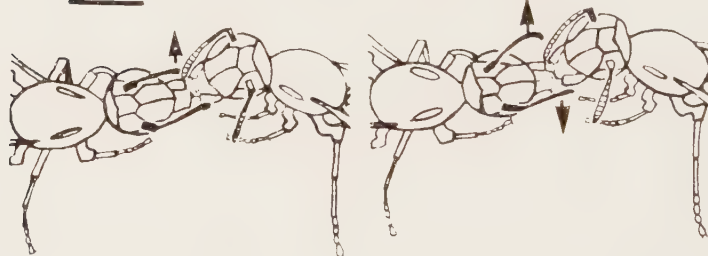


Fig. 33. — Formalisation des phrases antennaires entre deux ouvrières, lorsque les réserves de la sollicitée sont abondantes. L'ouvrière sollicitée régurgite de façon continue, sous l'effet des précédentes stimulations, portées par l'ouvrière sollicitieuse sur ses pièces buccales intermandibulaires. Celle-ci ne développe plus de nouvelles stimulations. Les antennes de la première restent passives. Le code utilisé est le même que celui de la fig. 22. Il faut ajouter: J_{Md} , jonction mandibulaire des deux Insectes; $Rg\ Ab$, régurgitation abondante.

g — Formalisation des variables qui interviennent au cours des contacts trophallactiques.

Nous avons établi une formalisation des variables qui interviennent au cours des contacts trophallactiques, en récapitulant les différentes phases et en les classant par affinité et non plus en

fonction de leur apparition graduelle, comme dans le texte. Les figures 33, 34, 35 et 36 montrent les modifications des réactions antennaires des 2 partenaires, à la suite de l'épuisement progressif du contenu du jabot de l'ouvrière sollicitée.

Conclusion partielle

L'ouvrière sollicituse peut donc modifier efficacement l'ordre de ses déplacements antennaires, en fonction de ceux de l'ouvrière sollicitée. En particulier, elle augmente la durée de ses stimulations dans l'espace intermandibulaire de cette dernière, au fur et à mesure que le contact trophallactique se poursuit, ce qui assure

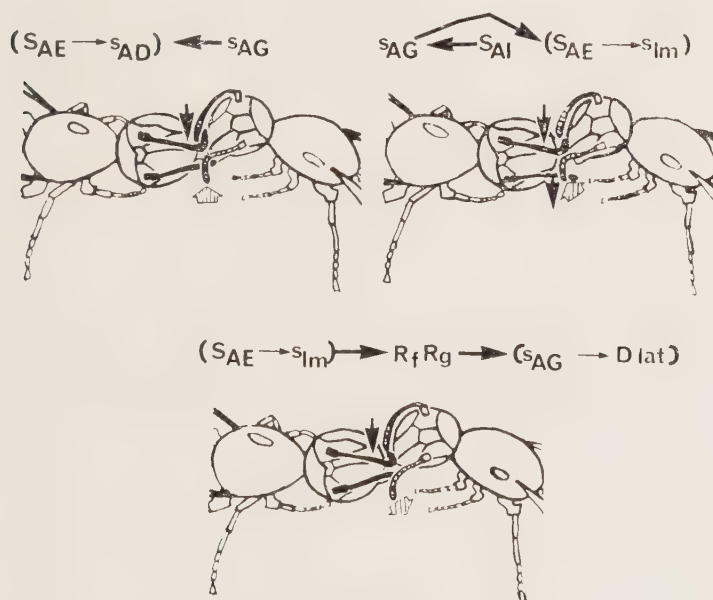


Fig. 34. — Formalisation des phrases antennaires entre deux ouvrières, lorsque les réserves de l'ouvrière sollicitée commencent à diminuer. La sollicitée rabat de plus en plus souvent son antenne gauche qui, après avoir rencontré les antennes de la sollicituse, cherche à s'insinuer entre les deux paires de mandibules. La sollicituse réagit en essayant de repousser cette antenne par les siennes. Le code utilisé est le même que celui de la fig. 22. Il faut ajouter: *Dlat*, départ latéral de l'antenne gauche de l'ouvrière sollicitée.

un niveau stimulant de plus en plus élevé. Ensuite, la sollicituse sait parfaitement repousser les antennes de la sollicitée, lorsqu'elles se rabattent à la jonction mandibulaire pour rompre le pont de substances régurgitées qui réunit les deux Insectes. Il se produit

alors une poussée antennaire réciproque qui est le plus souvent déterminante dans l'évolution de leurs niveaux de dominance. Si l'ouvrière sollicitée arrive à rompre le contact lorsqu'elle le veut, elle conservera son niveau de dominance préexistant par rapport aux autres ouvrières et, en particulier, par rapport à l'ouvrière sollicitieuse. Dans le cas contraire, elle sera dominée dans ses contacts suivants par celles qui avaient auparavant le même niveau social, mais qui ont eu l'initiative de la rupture dans les trophallaxies, où elles étaient engagées. C'est aussi le cas de l'ouvrière qui vient de la solliciter.

2. — MODIFICATIONS PROVOQUÉES PAR L'ARRIVÉE D'UNE INTRUSE.

Pour des facilités d'exposé, nous analyserons les modifications d'un contact trophallactique comportant des postures précises de la part des deux partenaires et de l'intruse, ainsi que nous l'avons

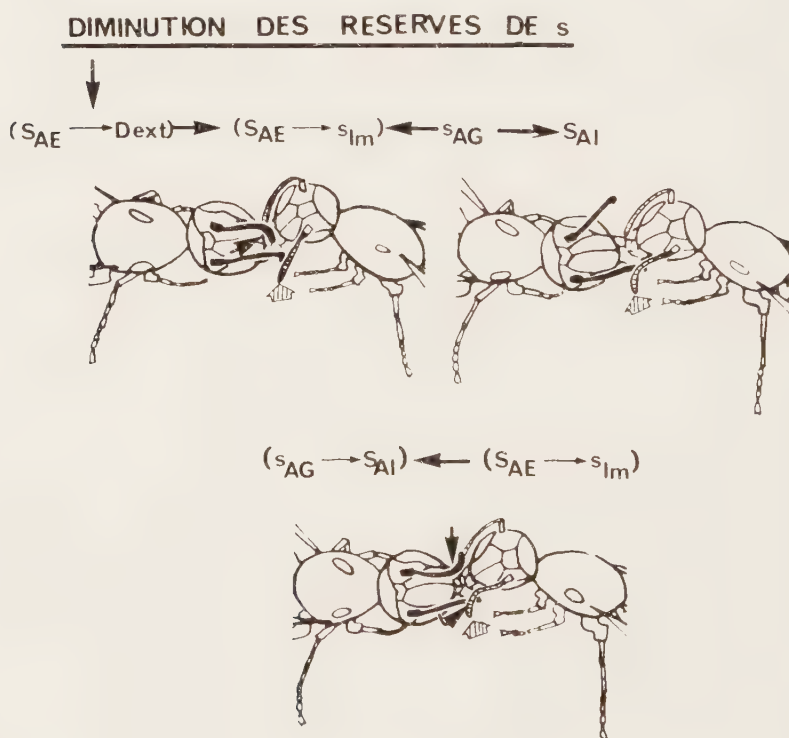
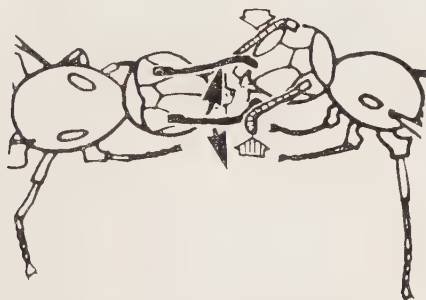
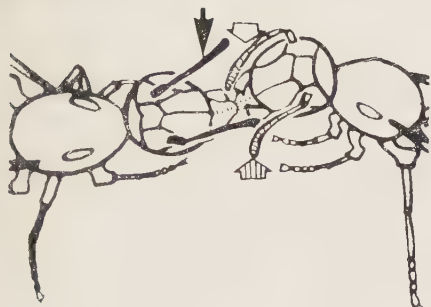


Fig. 35. — Formalisation des phrases antennaires entre deux ouvrières, lorsque les réserves de l'ouvrière sollicitée sont encore plus réduites. La sollicitée cherche sans arrêt à insinuer une ou deux antennes entre les deux paires de mandibules pour rompre le contact. La sollicitieuse essaye de les repousser chaque fois. Le code utilisé est le même que celui de la fig. 22.

FIN DES REGURGITATIONS : Réserves de s épuisées

1er mode de RUPTURE

$$\begin{aligned} & (s_{AD} \rightarrow JMd) \rightleftharpoons (s_{AE} \rightarrow s_{AD}) \\ & (s_{AG} \rightarrow JMd) \rightleftharpoons (s_{AI} \rightarrow s_{AG}) \end{aligned}$$


2ème mode de RUPTURE

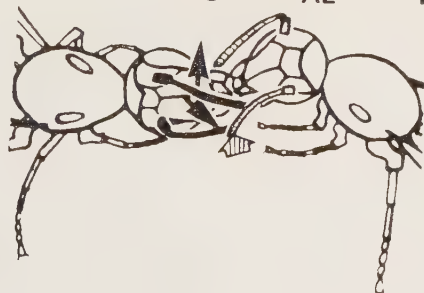
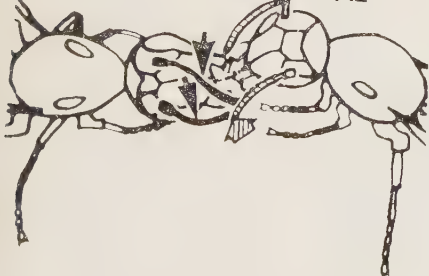
$$(s_{AG} \rightarrow JMd) \rightarrow (s_{AE} + s_{AI} \rightarrow s_{AG}) (s_{AI} \rightarrow s_{AG}) \rightarrow (s_{AE} \rightarrow s_{Im})$$


Fig. 36. — Formalisation des phrases antennaires entre deux ouvrières, au moment où l'ouvrière sollicitée cherche à rompre la trophallaxie. Le code utilisé est le même que celui de la fig. 22.

fait précédemment. Cependant, si les postures des Insectes peuvent varier, les réactions sont toujours les mêmes, à l'exception du cas particulier, où la deuxième solliciteuse est très dominante.

a — Le comportement habituel.

Dans notre exemple, la première solliciteuse (S) occupe une position couchée sur le côté gauche, l'intruse (Sd) arrivant sur sa gauche. Lorsque cette 2^e solliciteuse arrive au voisinage immédiat des 2 partenaires, ses antennes sont animées de courbures rapides, alternant avec des périodes de détente: elles se pointent sporadiquement vers la jonction des mandibules. Son excitation est d'autant plus grande que le pouvoir attractif de la donneuse est plus fort (cette attraction est elle-même fonction de ses possibilités de régurgitation). La deuxième solliciteuse porte alors une de ses antennes au contact du flot de substances régurgitées, comme l'indique la fig. 37. Ceci déclenche des réactions précises de la donneuse: l'antenne située du côté opposé à la 2^e solliciteuse (antenne gauche) se rabat à la jonction pour faire face aux stimulations antennaires de cette dernière. La première solliciteuse réagit immédiatement selon le processus suivant: son antenne intérieure reste au contact des palpes ou du bord mandibulaire de la donneuse, alors que son antenne extérieure (antenne droite) repousse l'antenne gauche de cette dernière (fig. 37). Ensuite, l'antenne extérieure de la 1^{re} solliciteuse amorce une « caresse » dans l'espace intermandibulaire de sa partenaire: à la fin de cette « caresse », elle repousse encore une fois son antenne gauche qui se rabat sans cesse. En même temps, la première solliciteuse détend sa patte avant droite et la pose sur le front de la donneuse. La rupture du contact est ainsi empêchée. La 1^{re} solliciteuse retire sa patte et déclenche une nouvelle stimulation sur les pièces buccales de la donneuse, au moyen de son antenne extérieure; ce qui déclenche ou renforce les régurgitations de celle-ci.

Lorsque les stimulations antennaires de la 2^e solliciteuse deviennent plus précises et plus fréquentes, la donneuse ne réagit plus à celles de la première: elle rompt progressivement le contact mandibulaire avec celle-ci, en accentuant la poussée de son antenne réactionnelle (antenne gauche) à la jonction. Puis, elle se tourne vers la 2^e solliciteuse. En règle générale, trois possibilités se présentent alors:

α) Si les stimulations antennaires de l'intruse n'ont pas cessé, la rupture est définitive entre la donneuse et la 1^{re} solliciteuse. La donneuse se tourne vers l'intruse dont les stimulations antennaires deviennent de plus en plus précises et adaptées à l'obtention d'un contact trophallactique. La fig. 38 représente une photographie, prise 2 secondes après celle de la fig. 37. Elle montre que la 2^e

solliciteuse (*Sd*) s'oppose à l'avancée de la première au moyen de son antenne droite, tout en assurant la stimulation continue des pièces buccales intermandibulaires de la donneuse (*s*), au moyen de son antenne gauche. Un tel relais trophallactique peut durer de 1 à 5 secondes.

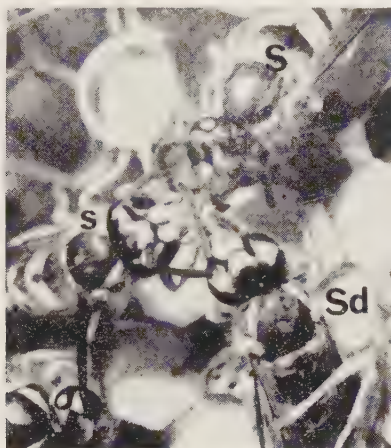


Fig. 37. — Début de relais trophallactique. Une deuxième solliciteuse (*Sd*), de niveau social élevé, tente de prendre la place de la première solliciteuse (*S*), auprès de la donneuse (*s*). *Sd* attire vers elle *s*, au moyen de son antenne gauche. En même temps, elle essaye de rompre le contact entre *S* et *s*, au moyen de son antenne droite.



Fig. 38. — 3 secondes après son arrivée, la solliciteuse *Sd* de la fig. 37, plus dominante, a remplacé la solliciteuse *S* auprès de l'ouvrière sollicitée *s*. Les Insectes ont légèrement changé de place, sous l'effet de leurs poussées mandibulaires et de leurs stimulations antennaires.

β) S'il y a un « silence » dans les mouvements antennaires de l'intruse, la rupture ne se prolonge pas entre la 1^{re} solliciteuse et la donneuse. Ces deux Guêpes prennent alors une posture caractéristique: les antennes se mettent en contact, respectivement 2 à 2 et se déplacent l'une contre l'autre. Si le silence de l'intruse se prolonge, la solliciteuse dégage son antenne extérieure et amorce une nouvelle stimulation de la donneuse, les déplacements antennaires reprenant pour un contact normal.

γ) Si l'intruse revient et met son antenne tout contre la jonction et les pièces buccales intermandibulaires de la donneuse, comme l'indique la fig. 37, on observe les réactions suivantes: la solliciteuse repousse l'antenne active de l'intruse, au moyen de son antenne homolatérale. La donneuse, ainsi libérée pendant un très court instant de la stimulation antennaire de la solliciteuse, rompt la jonction mandibulaire et se tourne vers l'intruse. La 1^{re} solliciteuse réagit en ramenant son antenne intérieure au contact des palpes de la donneuse et en amorçant une stimulation sur ses mandibules refermées, au moyen de son antenne extérieure. Mais, la présence de l'intruse l'emporte sur les stimulations de la solliciteuse, pour des raisons qui peuvent être de deux sortes.

1°. La 1^{re} solliciteuse est jeune. Elle ne sait pas encore prévenir le rabattement des deux antennes de la donneuse à la jonction. Ses mouvements antennaires ne répondent pas assez vite à ceux de cette dernière.

2°. L'intruse est plus dominante que la 1^{re} solliciteuse. Dans ce cas, il est remarquable de noter que, si la phase de rupture a duré longtemps entre la solliciteuse et la donneuse, l'intruse ne se tourne pas immédiatement vers cette dernière; elle sollicite la première solliciteuse, puis manifeste son niveau supérieur de dominance, en lui mordillant les pièces buccales.

b — L'intruse est très dominante.

Lorsque l'intruse est très dominante, elle ne se contente pas d'entrer en contact antennaire avec la donneuse, mais bouscule et repousse la solliciteuse et met immédiatement ses mandibules contre celles de la donneuse. Deux possibilités se présentent alors:

α) La donneuse ne possède plus de réserves suffisantes dans le jabot. Elle recule sous la poussée de l'intruse qui maintient ses mandibules contre les siennes. Elle subit alors une véritable agression: l'intruse l'agrippe, lui mordille les pièces buccales, monte sur elle, lui mordille le thorax et l'abdomen, etc. (fig. 39). La fig. 40 montre le début d'un nouveau contact. Quelques secondes plus tard, la fig. 41 montre que la nouvelle solliciteuse (Sd) mordille

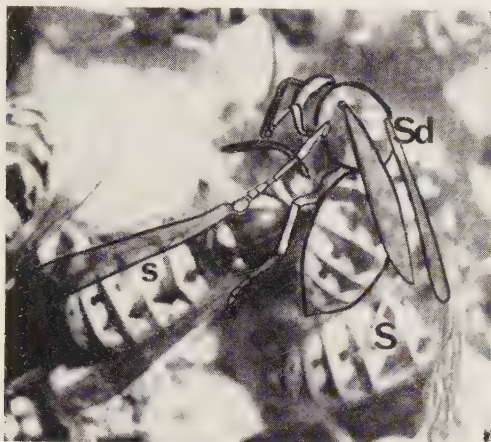


Fig. 39. — Une deuxième solliciteuse (*Sd*) a tenté de s'intercaler dans un contact trophallactique. Après avoir repoussé la première solliciteuse (*S*), elle se livre à des actes d'agressivité sur la sollicitée (*s*) qui refuse le contact.



Fig. 40. — Début d'un nouveau contact, après un relais trophallactique. *S*, ouvrière solliciteuse; *s*, ouvrière sollicitée.

une mandibule de la donneuse (*s*) qui refuse le contact, en relevant une antenne et en ramenant l'autre à la jonction pour tenter de repousser sa partenaire.

β) La donneuse possède des réserves suffisantes. L'intruse obtient alors facilement le contact à cause de son niveau supérieur de dominance et de la continuité de ses battements antennaires, désordonnés, mais très appuyés et fréquents, conjugués avec les battements résiduels de la solliciteuse qui se retire. En effet, la fréquence

des mouvements est alors si grande qu'il y a presque toujours une antenne au contact d'une de celles de la donneuse ou de ses pièces buccales comme sur la fig. 38.

Conclusion partielle

Lorsqu'une deuxième solliciteuse tente de s'intercaler dans un contact trophallactique entre deux ouvrières, elle déclenche des réactions antennaires bien ordonnées de la part de ces dernières: la 1^{re} solliciteuse augmente la fréquence de ses stimulations dans l'espace intermandibulaire de la sollicitée, en même temps qu'elle repousse la 2^e solliciteuse de son antenne libre. Si cette dernière



Fig. 41. — Quelques secondes après le début du contact, représenté par la fig. 40, l'ouvrière sollicitée (s) refuse de régurgiter. L'ouvrière solliciteuse (S), plus dominante, réagit en lui mordillant la mandibule gauche.

est dominante par rapport à la 1^{re} solliciteuse, elle prend sa place et obtient des régurgitations de la sollicitée, à condition que les réserves de celle-ci soient en quantité suffisante. Mais si la 1^{re} solliciteuse est très dominante, la 2^e n'obtiendra pas le « relais trophallactique » qui traduit donc une « compétition antennaire » très active entre deux solliciteuses auprès d'une donneuse de nourriture.

3. — MODIFICATIONS PROVOQUÉES PAR LES SECTIONS D'ANTENNES.

Nous avons vu dans un paragraphe précédent qu'un individu peut très bien solliciter un autre, si les stimulations habituelles sont assurées, et si la section de ses antennes ne dépasse pas les 4 articles

distaux. Dans ce cas, on retrouve les phases habituelles du contact trophallactique. L'antenne extérieure de l'Insecte mutilé arrive dans l'espace intermandibulaire de la Guêpe sollicitée, mais ne se courbe pas durant son déplacement. C'est l'extrémité mutilée qui assure la stimulation des pièces buccales intermandibulaire de la donneuse (fig. 42). L'antenne intérieure, lorsqu'elle est elle-même mutilée, n'arrive pas jusqu'aux palpes de cette dernière, mais son action est efficace lorsqu'elle peut retenir sa mandibule gauche. Lorsqu'une ouvrière, aux extrémités antennaires sectionnées (4 articles distaux), a parfaitement acquis les composantes du contact trophallactique, elle est donc capable de solliciter sa nourriture avec succès. Elle ne perd son efficacité de stimulation, qu'en ce qui concerne la durée

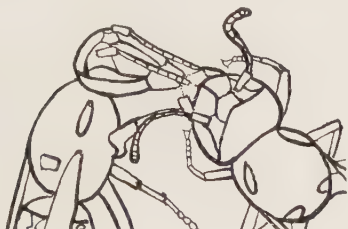


Fig. 42. — Une ouvrière aux extrémités antennaires sectionnées (à gauche), sollicite une ouvrière intacte, en s'aidant de sa patte antérieure droite de la première paire.

du contact: nous n'avons jamais observé de trophallaxie qui dure plus de 20 secondes. Comme la sollicituse mutilée ne peut contrôler parfaitement les réactions de la donneuse, elle a presque toujours une réaction qui compense la mutilation. Une de ses pattes vient repousser l'antenne réactionnelle de l'ouvrière sollicitée, lorsqu'elle se rabat sous l'effet de la stimulation portée par l'antenne extérieure mutilée, l'antenne intérieure n'étant plus assez longue pour la retenir (fig. 42). C'est donc une modification importante du schéma habituel de stimulations et de réponses.

Nous avons mis en évidence les activités compensatrices suivantes:

1 — La patte avant gauche de la sollicituse mutilée (en posture couchée sur le côté droit) vient retenir la patte avant droite de la donneuse, qui amorce un mouvement de rupture, lorsque ses réserves s'épuisent.

2 — La même patte vient s'appliquer sur la joue droite ou le front de la donneuse pour prévenir le rabattement de son antenne droite.

3 — En plus de la réaction précédente, la même patte vient se mettre dans l'espace intermandibulaire de la donneuse pour accroître l'efficacité des stimulations de l'antenne extérieure mutilée. La sollicituse arrive ainsi à renforcer les régurgitations de la donneuse et à prolonger le contact.

4 — Enfin, au moment de la rupture mandibulaire, c'est encore une des pattes de la solliciteuse qui tente d'empêcher le déplacement latéral des mandibules de la donneuse.

Après la section des extrémités antennaires (4 articles distaux), il y a donc des actes qui compensent le manque d'efficacité des stimulations portées par les antennes. Cependant, ils n'apparaissent que chez les ouvrières qui ont acquis auparavant les composantes majeures de la trophallaxie. Les jeunes, sur qui on a pratiqué les mêmes sections, ne savent pas compenser leur handicap de cette façon. Il arrive même souvent qu'elles n'obtiennent plus aucun contact trophallactique. Seules, des ouvrières gavées peuvent leur régurgiter de la nourriture.

Lorsque la section concerne 5 ou 6 articles distaux, la solliciteuse obtient peu de contacts trophallactiques, à moins qu'elle n'ait été très dominante avant la mutilation. Dans ce cas, ses stimulations antennaires sont peu efficaces. Elle utilise surtout des déplacements de pattes, semblables à ceux que nous avons décrits. Enfin, lorsque la section est encore plus importante, la Guêpe mutilée n'arrive à faire régurgiter que des ouvrières gavées ou très jeunes.

4. — MODIFICATIONS PROVOQUÉES PAR LES SECTIONS DE PALPES.

Les sections de palpes n'affectent pas le comportement de sollicitation des ouvrières. L'analyse de leurs réactions antennaires n'a pas fait apparaître de différences avec celles des ouvrières non mutilées.

En revanche, cette opération provoque des modifications dans les réactions des ouvrières, lorsqu'elles sont sollicitées au cours de leurs contacts trophallactiques suivants. En effet, lorsqu'un individu sans palpes est sollicité par un individu intact, il régurgite le plus souvent des grosses gouttes de substances liquides. Il ne semble pas capable de régurgiter de petites quantités de nourriture, à l'arrivée de chaque stimulation antennaire de son partenaire dans son espace intermandibulaire. Il y a donc une absence de régulation dans la régurgitation de substances liquides par l'ouvrière sollicitée. En conséquence, il semble bien que les palpes jouent un grand rôle dans le contrôle quantitatif de la nourriture régurgitée.

En outre, pendant la phase de « silence » de l'antenne extérieure de l'ouvrière solliciteuse, les ouvrières sans palpes ne sont plus stimulées, puisque l'antenne intérieure ne rencontre plus leurs palpes. Dès lors, elles rabattent sans arrêt une ou deux antennes à la jonction mandibulaire. La solliciteuse prévient une partie de ces rabattements antennaires, en portant son antenne intérieure tout contre le bord mandibulaire de sa partenaire. Cette antenne se trouve ainsi sur le passage de l'antenne réactionnelle de l'ouvrière sollicitée. Lorsque

les réserves de cette dernière sont en quantité suffisante, elle accepte de prolonger le contact et retire son antenne.

Comme l'antenne intérieure de l'ouvrière solliciteuse ne rencontre plus les palpes de sa partenaire, elle reste de façon constante le long de la mandibule correspondante. Elle empêche ainsi la rupture mandibulaire de l'ouvrière sollicitée et s'oppose aux rabattements successifs de son antenne réactionnelle.

Lorsque le contact trophallactique dure plus de 25 à 30 secondes, l'antenne intérieure de la solliciteuse se porte dans l'espace intermandibulaire de la sollicitée, pendant la phase de « silence » de l'antenne extérieure. Cette réaction compense l'absence de la stimulation des palpes, qui se produit habituellement, au cours de cette période, dans une trophallaxie normale.

Après plusieurs contacts trophallactiques, il est à noter que l'ouvrière mutilée, en position de « donneuse », règle de nouveau la quantité de substances régurgitées. Elle déclenche ou renforce ses régurgitations sous l'effet de chaque stimulation portée par la solliciteuse dans son espace intermandibulaire, selon le schéma habituel.

Nous retiendrons donc que : la section des palpes empêche l'ouvrière sollicitée de régler la quantité de substances liquides qu'elle régurgite sous l'effet de chaque stimulation portée dans son espace intermandibulaire par sa partenaire ; la solliciteuse compense l'absence de stimulations sur les palpes de la sollicitée, en portant son antenne intérieure entre les mandibules de cette dernière, pendant la phase de « silence » de l'antenne extérieure ; après quelques trophallaxies, l'ouvrière mutilée est capable de mieux contrôler l'abondance de ses régurgitations.

CONCLUSION

Le schéma général de la trophallaxie peut donc subir des modifications différentes, suivant la nature du facteur qui les provoque :

a. La continuité d'un contact trophallactique entraîne la diminution, puis l'épuisement des réserves entreposées dans le jabot de l'ouvrière sollicitée.

Cette continuité est caractérisée par de nouvelles réactions antennaires de la solliciteuse qui cherche constamment à prolonger ses stimulations et par celles de la sollicitée qui tente d'y échapper. Si celle-ci n'y arrive pas rapidement, elle sera dominée par les ouvrières du même âge, qui ont réussi, de leur côté, à rompre d'elles-mêmes les contacts où elles se trouvaient engagées. Elle sera également dominée par la même solliciteuse au cours de leurs rencontres suivantes.

b. Dans un « relais trophallactique », c'est la solliciteuse la plus dominante qui conservera ou obtiendra le contact avec la sollicitée, selon qu'elle était en position de 1^{re} ou de 2^e solliciteuse.

c. Lorsqu'on sectionne les 4 articles distaux des antennes d'une jeune ouvrière qui n'a pas acquis les composantes majeures de la trophallaxie, elle n'obtient plus aucun contact durable. Si on effectue les mêmes opérations chez des Guêpes âgées, elles compensent l'absence ou le manque d'efficacité de leurs stimulations antennaires, en renforçant leurs demandes de nourriture par des déplacements particuliers de pattes.

d. Une ouvrière solliciteuse, aux palpes sectionnées, ne modifie pas ses réactions antennaires au cours de la trophallaxie. En revanche, si la mutilation concerne une ouvrière sollicitée, celle-ci ne contrôle plus finement la quantité de nourriture qu'elle régurgite. Cela se traduit par la production de grosses gouttes de substances liquides. La répétition des contacts trophallactiques lui permet de contrôler de nouveau le flot de sa régurgitation. Il est à noter que la solliciteuse compense l'absence de la stimulation des palpes de sa partenaire, en portant son antenne intérieure tout contre le bord mandibulaire homolatéral et en l'introduisant sporadiquement dans l'espace intermandibulaire de cette dernière.

CHAPITRE V

COMPORTEMENT TROPHIQUE DE LA JEUNE GUEPE

Nous avons vu, à plusieurs reprises, que les jeunes ouvrières n'arrivaient pas à prolonger un contact trophallactique de la même façon que des individus âgés. Il est donc nécessaire de savoir quelles sont les composantes innées de la trophallaxie, et, dans quelle mesure, la jeune Guêpe peut perfectionner ses réactions antennaires et les modifier, en fonction de celles d'individus plus âgés. Rappelons que HEYDE (1924) pensait que les Fourmis ne savaient pas, en naissant, solliciter leur nourriture. Il admettait ainsi que la jeune Fourmi devait acquérir progressivement les actes de la trophallaxie. Nous avons cherché à savoir dans quelle mesure l'hypothèse de HEYDE pouvait s'appliquer aux Guêpes, en essayant de faire la distinction entre les phénomènes de maturation et les acquisitions véritables.

I. — LE PREMIER REPAS DE LA JEUNE GUEPE DANS SON ALVEOLE

Dès que la jeune ouvrière a découpé l'opercule de soie qui fermait son alvéole, elle est souvent l'objet de soins spéciaux de la part des ouvrières, ou même de la fondatrice. On remarque en effet que l'ouvrière qui, très tôt s'intéresse à la jeune Guêpe, introduit fébrilement ses mandibules entre les siennes et régurgite des substances liquides. Nous avons vérifié que la jeune Guêpe était effectivement approvisionnée, en marquant au préalable la nourriture prise par la nourrice au moyen de 198 Au (dans nos expériences, la radioactivité de la jeune, rapportée à celle de la nourrice, a varié de 4,9 à 15 % : tableau 6). Il y a donc eu alimentation de la jeune, sans qu'elle la sollicite.

Radioactivité de la nourriture $A_0 = 0,0368 \text{ mc.}$	Radioactivité des nourrices qui viennent de s'approvisionner	Radioactivité des ouvrières naissantes, alimentées individuelle- ment dans leur cellule par une seule nourrice	Radioactivité de la jeune Radioactivité de sa nourrice
	2050	220	10,7 %
	1980	280	14,1 %
	1920	175	9,1 %
	1900	285	15 %
	1890	200	10,5 %
	1820	90	4,9 %
	1780	145	8,1 %
	1700	100	5,8 %
	1650	130	7,8 %
	1560	180	11,5 %

TABLEAU 6. — Radioactivités comparées de nourrices et de jeunes ouvrières venant d'être alimentées dans leur cellule par les premières. Nous avons inscrit sur la même ligne la radioactivité de la nourrice et celle de la jeune ouvrière qu'elle vient d'approvisionner.

Les résultats sont donnés en c.p.s. nets.

Ce comportement présente les caractéristiques suivantes.

La nourrice approvisionne la jeune ouvrière, comme si elle alimentait une larve: elle régurgite sans avoir reçu les stimulations qui déclenchent les contacts trophallactiques habituels. Elle doit même souvent assurer l'approvisionnement de la jeune en posant la patte sur sa tête émergente et en repoussant ses mouvements désordonnés de pattes et d'antennes.

On ne peut préjuger le rang social de la nourrice, sans une observation préalable de son comportement à l'intérieur de la société. Elle peut être une ouvrière confinée à des fonctions de pourvoyeuse et donc être dominée par un grand nombre d'individus, comme

nous le verrons plus loin. Elle peut être, tout aussi bien, une ouvrière dominante, venant de manger et possédant des réserves importantes, de telle sorte qu'elle alimente les jeunes de la même façon qu'elle approvisionne les larves.

II. — ALIMENTATION DE LA JEUNE GUEPE A LA SORTIE DE SON ALVEOLE

En présence d'un grand nombre d'ouvrières, la jeune Guêpe est soumise, à la sortie de son alvéole, à des stimulations de toutes sortes que nous analyserons progressivement. En particulier, il arrive qu'elle rencontre des Guêpes qui se comportent de façon curieuse.

Dans une première phase, la Guêpe âgée introduit de force ses mandibules entre celles de la jeune et mordille ensuite légèrement ses antennes et ses palpes, sans les léser. En même temps, sa langue et ses palpes balayent sans arrêt le tégument de la jeune ouvrière (fig. 43). Il semble que la motivation de ce comportement soit double :

C'est une manifestation habituelle de « dominance agressive » d'un individu plus âgé sur un plus jeune, identique à celles qui



Fig. 43. — Comportement de « marquage » et de dominance d'une nourrice (N) sur une jeune ouvrière (J).

se produisent très souvent dans le nid entre ouvrières de niveaux sociaux très différents.

C'est probablement aussi une opération de marquage du nouvel imago. La langue de la nourrice vient, en effet, balayer une grande partie de son tégument, lui imprimant ainsi « l'odeur sociale » du nid. Lorsque la nourriture est marquée, au préalable, au moyen de ^{198}Au , le tégument de la jeune devient légèrement radioactif après avoir été léché par une nourrice: la radioactivité de son tégument abdominal, disséqué après le léchage, est égale à 2 ou 3 % de la radioactivité globale de la nourrice dont les palpes sont toujours actifs et jouent probablement un rôle de contrôle olfactif ou gustatif (tableau 7).

Radioactivité de la nourriture $A_0 = 0,0368 \text{ mc.}$	Radioactivité des nourrices	Radioactivité du tégument abdominal de la jeune ouvrière	Radioactivité du tégument de la jeune
			Radioactivité de la nourrice
	1820	45	2,4 %
	2040	42	2 %
	1600	42	2,6 %
	1740	50	2,8 %
	1830	52	2,8 %

TABEAU 7. — Radioactivités comparées de nourrices âgées de plus de 5 jours et du tégument abdominal de jeunes ouvrières qu'elles viennent de lécher.

Les résultats sont exprimés en c.p.s. nets.

Cette phase peut se répéter plusieurs fois, toujours de la même façon.

Dans une deuxième phase, la nourrice introduit ses mandibules entre celles de la jeune et régurgite des substances liquides à partir de son jabot. Elle impose ainsi un approvisionnement à une jeune qui ne recherche pas encore le contact et qui tente de se dégager de cette agression, le plus souvent, sans résultats. L'opération d'approvisionnement en elle-même est aussi une opération de marquage.

La succession des 2 phases précédentes met donc en évidence plusieurs comportements importants (notons, cependant, que l'une de ces phases peut manquer): les nourrices manifestent leur niveau de dominance supérieur sur les jeunes. Il semble que ce soit un besoin puissant, puisqu'il précède l'approvisionnement de la jeune ouvrière; leurs manifestations de dominance s'accompagnent presque toujours du marquage des jeunes au moyen de très faibles quantités de substances liquides qu'elles déposent sur leur tégument. Il semble que les palpes jouent alors un grand rôle dans le contrôle de cette opération, car ils sont toujours animés de mouvements

rapides de balayage sur le tégument ; les nourrices imposent à la jeune ouvrière sa première alimentation, si elle n'a pas été alimentée dans son alvéole.

Lorsque les ouvrières ne sont pas nombreuses, la jeune Guêpe ne fait pas l'objet de ces comportements. Elle se nourrit alors sur les larves.

Conséquences des premiers contacts trophiques de la jeune Guêpe

Les premières relations de la jeune Guêpe avec des ouvrières plus âgées sont donc déjà imprégnées des facteurs sociaux les plus importants : elle subit, pour la première fois, une « dominance de contact » et prend ainsi le rang le plus bas dans l'échelle sociale ; après plusieurs contacts de ce type, elle se trouve presque différenciable des individus étrangers, grâce à son imprégnation de substances liquides, élaborées par les nourrices ; ses besoins immédiats sont assurés, puisqu'elle a reçu son premier repas en nourriture sans l'avoir sollicité.

III. — COMPORTEMENT TROPHALLACTIQUE DES JEUNES

Après leurs premiers contacts trophiques avec des ouvrières plus âgées, les jeunes sollicitent les régurgitations larvaires qu'elles obtiennent facilement par des mouvements appuyés de leurs mandibules au voisinage de celles des larves. Elles ne recherchent pas encore le contact avec les autres Guêpes. Leurs antennes sont animées de mouvements désordonnés de courbure, qui ne ressemblent jamais aux déplacements antennaires précis des plus âgées. Lorsqu'elles rencontrent d'autres ouvrières, elles adoptent d'emblée une posture couchée.

A ce stade, les jeunes entrent dans de longues périodes d'immobilité, la tête plongeant dans une cellule. En alternance avec ces périodes de repos (qui correspondent peut-être à des phénomènes de maturation), elles errent sur le couvain et sollicitent fréquemment les larves avec succès. Puis, elles sont attirées de plus en plus souvent par des ouvrières plus âgées et recherchent le contact avec elles. Nous avons suivi tous leurs contacts trophallactiques, à partir de ces premières manifestations de leur appétition sociale. Nous ne pourrions éviter de parler de dominances, car elles se forment ou évoluent à partir de ce moment là, ainsi que nous le verrons dans le prochain chapitre.

Un de nos premiers soucis a été d'analyser en détail les caractéristiques particulières des déplacements antennaires de la jeune

Guêpe, pour rechercher dans quelle mesure ses stimulations et ses réponses, en position de solliciteuse, puis de sollicitée, étaient innées ou susceptibles de subir des modifications progressives. Pour éliminer au maximum les perfectionnements dus à des phénomènes de maturation, nous avons opéré de la façon suivante: dans une étuve à 30°, nous avons isolé un rayon operculé de couvain, sans aucune source de nourriture et sans larves. Nous avons laissé les premières ouvrières naissantes dans l'étuve pendant quatre jours. On peut admettre qu'après ce délai les phénomènes de maturation sont terminés, en particulier, pour les mécanismes trophallactiques, puisque, dans les conditions naturelles, les ouvrières âgées de 48 heures sont toujours capables de solliciter leur nourriture, selon les schémas réactionnels que nous avons décrits. Nous avons analysé les réactions de ces individus, au moment où nous les avons sortis de l'étuve et mis en présence d'ouvrières, issues du même nid et âgées de 5 à 6 jours, sur un rayon qui ne contenait que du couvain operculé. Ces dernières allaient s'approvisionner sur un récipient de miel, laissé à 1 mètre environ du rayon.

Dans ces conditions (nourriture abondante, absence de larves à nourrir), la jeune Guêpe solliciteuse de 4 jours entre facilement en contact mandibulaire avec une donneuse plus âgée. Ses antennes sont animées de mouvements rapides, mais désordonnés. Au début de la trophallaxie, lorsque les réserves de la donneuse sont abondantes, la jeune solliciteuse, couchée sur le côté, recourbe bien son antenne extérieure dans l'espace intermandibulaire de sa partenaire. Ce manège se produit périodiquement et déclenche ou renforce les régurgitations de cette dernière. Mais, au bout de quelques cycles de stimulations, les déplacements de l'antenne extérieure deviennent imprécis et n'aboutissent pas le plus souvent dans l'espace intermandibulaire de la donneuse (schéma 1 de la fig. 44). En l'absence de stimulations appropriées, la partenaire plus âgée referme ses mandibules et rompt le contact avec la jeune solliciteuse. Celle-ci n'est pas capable d'empêcher cette rupture par les régulations classiques: *introduction renouvelée de son antenne extérieure dans l'espace intermandibulaire de la donneuse; accroissement de la durée de ses stimulations; repoussement des antennes de la partenaire. C'est seulement par la répétition des contacts trophallactiques qu'elle apprend progressivement à effectuer ces régulations, en fonction du degré d'épuisement des réserves de la donneuse.*

En outre, pendant tout le contact trophallactique, l'antenne intérieure de la jeune solliciteuse est animée de mouvements d'accompagnement de l'antenne extérieure. Ses réponses ne sont ni coordonnées avec les déplacements de celle-ci, ni adaptées à ceux des antennes de la donneuse (schéma 2 de la fig. 44). En effet,

comme dans le schéma générale, la donneuse rabat périodiquement une antenne à la jonction, en réponse aux stimulations de l'antenne extérieure. Mais, dans ce cas, son antenne réactionnelle n'est pas repoussée immédiatement: elle vient même parfois se recourber dans l'espace intermandibulaire de la jeune solliciteuse. Nous n'avons pu cerner la valeur exacte de cette dernière réaction. Est-ce une réaction stéréotypée de la donneuse, issue des nombreux contacts trophallactiques antérieurs? Est-ce un signal dont nous ignorons encore la signification?

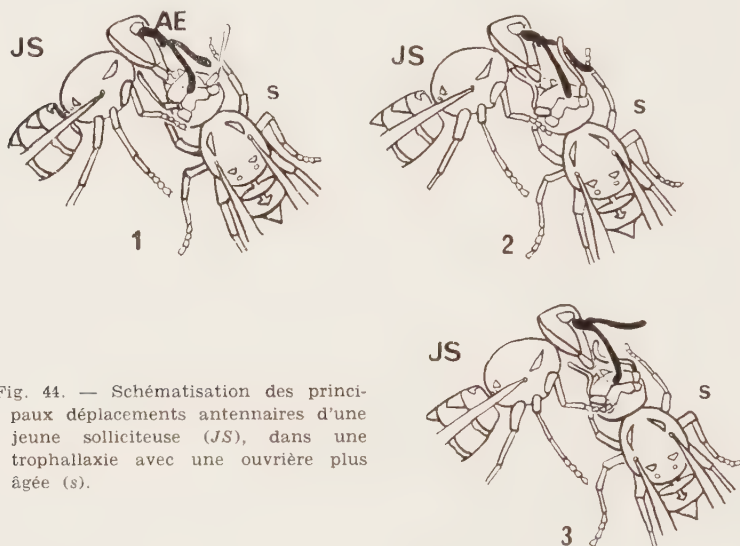


Fig. 44. — Schématisation des principaux déplacements antennaires d'une jeune solliciteuse (JS), dans une trophallaxie avec une ouvrière plus âgée (S).

En l'absence de stimulations appropriées, l'ouvrière plus âgée refuse donc de régurgiter davantage et referme progressivement ses mandibules (schémas 2 et 3 de la fig. 44). Le plus souvent, la jeune est excitée par le résultat positif de ce contact et tente de le prolonger, en déplaçant ses mandibules contre celles de la donneuse et en mordillant ses régions clypéales et mandibulaires. Ce comportement provoque immédiatement la réplique de cette dernière qui rompt le contact, mordille à son tour sa jeune partenaire, monte sur elle et s'en va.

CONCLUSION ET DISCUSSION

CARACTERISTIQUES DES PREMIERS CONTACTS TROPHALLACTIQUES DES JEUNES OUVRIERES

Les caractéristiques des premiers rapports des jeunes ouvrières avec leurs sœurs plus âgées ayant été résumées ci-dessus, rassemblons et analysons les particularités de leurs premières trophallaxies véritables.

Malgré leurs stimulations rudimentaires, les jeunes ouvrières entrent facilement en contact avec leurs sœurs plus âgées, à condition que celles-ci n'aient pas beaucoup de larves à nourrir et que leurs réserves soient abondantes. Les ouvrières âgées renforcent même le contact, en amenant une ou deux antennes dans l'espace intermandibulaire de leur jeune partenaire, puis contre ses antennes et ses palpes. C'est seulement lorsque les stimulations de la jeune ouvrière n'arrivent plus entre leurs mandibules, ou lorsque leurs réserves s'épuisent, que les donneuses âgées rompent le contact. Le comportement de sollicitation de la jeune Guêpe présente les particularités suivantes :

A) La jeune ouvrière se sert beaucoup plus de ses mandibules que de ses antennes pour retenir sa partenaire.

B) Les déplacements antennaires de la jeune sont, en apparence, les mêmes que ceux des ouvrières âgées. En réalité, une analyse précise montre qu'ils en diffèrent beaucoup : ils ne sont pas synchronisés ; ils ne permettent pas d'obtenir un contact trophallactique durable ; ils ne sont pas en rapport avec les réactions des antennes de la donneuse (fig. 44).

1) *Les déplacements antennaires ne sont pas synchronisés.* Dans une trophallaxie entre deux ouvrières âgées, la solliciteuse a toujours une antenne, au moins, en contact étroit avec la donneuse. Par exemple, lorsque son antenne extérieure termine ses stimulations dans l'espace intermandibulaire de cette dernière, son antenne intérieure se porte immédiatement (au 1/50^e de seconde près) en contact avec ses palpes. De cette façon, la solliciteuse maintient en permanence un certain état stimulant au niveau des organes tactiles de sa partenaire. La jeune Guêpe, en position de solliciteuse, ne sait pas effectuer une telle régulation : elle ne porte pas de stimulations antennaires de façon continue. Par exemple, il est fréquent de noter que, lorsque la donneuse régurgite, la jeune solliciteuse avance fébrilement ses mandibules entre les siennes et agit ses antennes dans n'importe quelle direction.

2) *Ils ne permettent pas d'obtenir un contact trophallactique durable.* Lorsque la jeune solliciteuse a obtenu quelques régurgitations de la donneuse, elle devient de plus en plus fébrile. Ses battements d'antennes sont de plus en plus désordonnés et sont, de moins en moins souvent, en rapport avec l'espace intermandibulaire ou les palpes de la donneuse. Nous avons montré que, sans stimulations précises, la donneuse cesse de régurgiter et rompt le contact. A plus forte raison, la jeune solliciteuse ne sait pas prolonger la trophallaxie, en augmentant la durée de ses stimulations dans l'espace intermandibulaire de la donneuse.

3) *Ils ne sont pas en rapport avec les réactions antennaires de la donneuse.* En particulier, la jeune solliciteuse ne sait pas repousser les antennes de la donneuse, lorsqu'elles se rabattent à la jonction mandibulaire. Par suite, elle ne sait pas s'opposer à la rupture du contact trophallactique.

Les premiers contacts trophallactiques de la jeune sont caractérisés par le développement rapide de son appétition sociale: elle recherche le contact avec toutes les ouvrières qu'elle rencontre, sans aucune distinction de dominance. Il arrive ainsi que, en quête de nourriture, ce soit elle qui se fasse solliciter et prendre les minces réserves qu'elle possédait depuis ses premiers contacts avec les nourrices ou ses prises de nourriture sur les larves. Le simple contact mandibulaire de la solliciteuse suffit d'ailleurs à provoquer l'ouverture de ses mandibules et à la faire régurgiter. Ses réactions sont simples et sont de deux sortes, selon que ses possibilités de régurgitation sont satisfaisantes ou non.

a) *Possibilités de régurgitations satisfaisantes.* Une des antennes de la jeune sollicitée est toujours peu mobile. L'autre se déplace seulement sous l'effet de chaque stimulation portée dans son espace intermandibulaire par la donneuse: elle recherche le contact avec l'antenne stimulante. Lorsque son jabot se vide, le rabattement de son antenne à la jonction ne semble pas avoir la signification habituelle de rupture: tout se déroule comme si la jeune recherchait la poursuite du contact avec sa partenaire. Elle garde ses mandibules ouvertes, déplace une de ses antennes contre celles de la solliciteuse et amène l'autre dans le propre espace intermandibulaire de celle-ci. Tout se passe comme si elle essayait de se mettre en position de solliciteuse à son tour.



Fig. 45. — Manifestations de dominance d'une ouvrière âgée (*S*) sur une jeune (*J*) qui refuse de régurgiter lorsque son jabot est vide.

b) *Possibilités de régurgitations nulles.* Lorsque ses stimulations antennaires ne sont pas suivies de régurgitation, la solliciteuse introduit ses mandibules entre celles de la jeune sollicitée et mordille ses pièces buccales sous-jacentes. Puis, elle encadre la tête de la jeune ouvrière avec ses deux antennes dont l'une vient se recourber dans l'espace intermandibulaire de cette dernière, alors que l'autre se déplace rapidement contre son antenne homolatérale. La jeune ouvrière, mordillée aux mandibules et à la langue, agite ses antennes de façon désordonnée. Elle ne sait pas encore répondre aux déplacements antennaires de la solliciteuse et rompre le contact. Devant l'inefficacité de ses stimulations, celle-ci effectue avec ses mandibules des mouvements de tenailles sur celles de la jeune. Enfin, elle s'agrippe à sa tête et son thorax, sans cesser ses mordillements (fig. 45).

TENTATIVE D'EXPLICATION DU PERFECTIONNEMENT DES MOUVEMENTS ANTENNAIRES DES JEUNES IMAGOS

L'antenne dite intérieure

Nous avons vu que la jeune solliciteuse adopte d'emblée une posture latérale couchée. Dès lors, son antenne intérieure rencontre très souvent sur son passage les palpes de la donneuse. Il en résulte une stimulation tactile réciproque. Au cours de ses premiers contacts trophallactiques, il semble que la jeune solliciteuse établisse ce contact par hasard. Ce n'est qu'après plusieurs trophallaxies, qu'elle utilisera cette réaction pour suppléer l'absence de stimulations de l'antenne extérieure. Cette succession de 2 stimulations différentes lui permettra alors d'assurer, à tout moment, un état stimulant constant de sa partenaire. Il y aurait donc passage d'un contact effectué par hasard à une stimulation motivée par un besoin précis: la solliciteuse doit retenir une partenaire qui régurgite de la nourriture, et, par suite, prolonger un contact qui permet l'établissement d'un type particulier de dominance.

On peut mettre en évidence le caractère adaptatif et compensateur de cette stimulation, en sectionnant complètement les palpes d'ouvrières âgées de plus de 2 jours. On observe ensuite les mouvements de l'antenne intérieure d'une jeune solliciteuse qui rencontre une ouvrière mutilée. Au début du contact trophallactique, la solliciteuse continue à déplacer rapidement son antenne intérieure au-dessous de la mandibule gauche de la sollicitée, comme cela se passe habituellement. Puis, comme elle ne trouve plus le contact des palpes, elle remonte le long de la mandibule de la donneuse, la

retient latéralement et l'empêche de s'écarter, lorsque les réserves de celle-ci s'épuisent. L'antenne intérieure adopte alors de façon constante une position particulière que nous avons déjà décrite (schéma 1 de la fi. 30): elle reste le long du bord mandibulaire de la donneuse et se recourbe au contact même du flot de substances régurgitées. Elle assure ainsi son double rôle: contrôle de la nourriture régurgitée et maintien du contact trophallactique. Cette dernière adaptation est toutefois moins efficace que la stimulation habituelle des palpes. La solliciteuse compense cela par des détentes plus fréquentes d'une de ses pattes sur les régions frontales ou clypéales de la donneuse.

L'antenne dite extérieure

Par l'étude histologique de l'antenne d'ouvrière (chapitre VIII), nous avons constaté que la plus grande partie des sensilles olfactifs sont localisés à l'endroit de la courbure de l'antenne extérieure d'une solliciteuse. Nous avons vu que c'est précisément ce secteur qui vient balayer l'espace intermandibulaire de la sollicitée; c'est celui qui est le plus proche des substances liquides régurgitées. Il est donc vraisemblable que la courbure particulière de l'antenne extérieure de la jeune ouvrière résulte initialement de l'excitation plus grande d'un secteur plus riche en sensilles olfactifs. Par suite, cette stimulation inégalement répartie provoque des déplacements antennaires très précis, bien adaptés à la stimulation tactile des mandibules et des pièces buccales sous-jacentes de la sollicitée.

CHAPITRE VI

ETABLISSEMENT DES DOMINANCES, LEURS MANIFESTATIONS

Dans les chapitres précédents, nous avons souvent utilisé le terme « dominance ». Il importe maintenant de le justifier, malgré les explications préliminaires que nous avons données sur le phénomène global de dominance.

Les principales manifestations de dominance que PARDI (1948) a décrites chez les Polistes sont les suivantes: l'individu « supérieur » domine l'individu « inférieur » en lui administrant des flagellations antennaires rapides et répétées sur la tête et le thorax; en outre,

il le mordille sans arrêt et le poursuit, jusqu'à l'expulser parfois du nid. PARDI considère que la posture couchée d'un Insecte vis-à-vis d'un autre est un signe de soumission présenté par un individu dominé. Nous ne citerons pas systématiquement ses résultats, car ils ne s'accordent pas tout à fait avec les nôtres. Nous y ferons allusion, lorsque nous rencontrerons des cas semblables à ceux qu'il a mis en évidence, sans faire de polémique, car il semble bien que les Polistes soient des Insectes très différents des Guêpes du genre *Vespa*.

Pour bien comprendre l'établissement d'une échelle de dominances à l'intérieur de la société de Guêpes, il faut suivre les Insectes depuis leur éclosion imaginale. Ils seront reconnaissables, à tout moment, par des marques colorées sur la tête, le thorax ou l'abdomen, selon la technique précédemment exposée. Il est capital d'utiliser ce processus parce que les premiers contacts trophallactiques d'une ouvrière qui vient d'éclore sont déterminants pour l'établissement de son rang social. Contrairement à ce que PARDI a décrit chez les Polistes, la posture couchée n'est pas toujours le fait d'un individu dominé par l'ensemble de la population. Elle dépend de plusieurs facteurs: ce n'est qu'en les analysant qu'on arrive à cerner le rang social d'un Insecte couché.

Toutes les manifestations de dominance que nous avons observées ne présentent pas les mêmes caractéristiques. Nous en avons distingué plusieurs types. La *dominance de contact* est issue des stimulations et des réponses antennaires qui se produisent entre les deux partenaires d'un contact trophallactique; elle permet à l'un d'eux de provoquer chez l'autre des régurgitations de nourriture et de repousser sans arrêt ses tentatives de rupture. La *dominance agressivité* caractérise les manifestations agressives d'un individu sur un autre. La *dominance de masse* se rapporte aux manifestations de supériorité des jeunes fondatrices sur les ouvrières. Nous l'avons qualifiée « de masse », parce qu'elle est due essentiellement aux mouvements appuyés et puissants des pattes et même de tout le corps des fondatrices sur les ouvrières. La *dominance ovarienne* concerne uniquement la dominance de la fondatrice sur les ouvrières: nous n'en connaissons pas la cause exacte. La forte dominance des ouvrières pondeuses sur les autres ouvrières n'est pas une règle générale: elle ne fera pas l'objet d'une étude particulière dans ce mémoire.

Nous avons donc étudié systématiquement l'évolution des relations des ouvrières naissantes, entre elles et avec des partenaires plus âgées, sur 10 groupes de 150 à 200 ouvrières.

I. — DOMINANCE DE CONTACT ET DOMINANCE AGRESSIVITE

Les premiers contacts trophallactiques d'une ouvrière naissante avec une partenaire plus âgée sont souvent déterminants pour l'établissement de ses relations suivantes avec d'autres individus. Nous mettons à part les premiers approvisionnements dispensés par les ouvrières, décrits dans le chapitre précédent. Il s'agit en effet des premiers contacts trophallactiques proprement dits, tels que nous les avons définis.

A. — LE PREMIER CONTACT TROPHALLACTIQUE

Lorsque plusieurs ouvrières naissent en même temps, l'une d'elles va obtenir, avant les autres, un contact trophallactique avec une ouvrière plus âgée. Si elle réussit à maintenir un contact durable (de 10 à 20 secondes environ), elle déclenchera toujours une ou plusieurs régurgitations de la sollicitée, selon le degré de réplétion de celle-ci. Nous appellerons cette jeune la naissante *a*. Le résultat positif de ce contact présente les caractéristiques suivantes.

1. La donneuse a des réserves et ne refuse pas le contact avec les jeunes, car elle se consacre à la recherche de nourriture et à l'approvisionnement du nid: elle peut donc les nourrir occasionnellement.

2. Si la donneuse a des réserves dans le jabot, on ne peut préjuger son rang social; dans le cas contraire, c'est souvent une jeune de moins de 2 jours, dont la dominance n'est pas encore bien différenciée par rapport aux autres membres du groupe.

3. L'appétition sociale de la jeune se développe: elle recherche le contact avec les autres ouvrières.

4. Le schéma réactionnel habituel de la trophallaxie n'est pas assuré: celle-ci va durer moins longtemps et sera immédiatement rompue, lorsque la sollicitée le voudra.

B. — LE DEUXIEME CONTACT TROPHALLACTIQUE

Après son premier succès trophallactique, la naissante *a* possède un contact positif, alors que les autres n'en ont aucun. Elle va avoir une plus grande activité et rechercher davantage le contact avec d'autres ouvrières. Stimulée par sa première trophallaxie, elle va solliciter une autre partenaire, en posture couchée. C'est seulement à ce stade que la posture couchée doit toujours être considérée comme le fait d'un individu très bas dans l'échelle sociale. Plusieurs possibilités peuvent alors se présenter.

1. — LA SOLLICITÉE EST PEU OU PAS DOMINANTE

a) *Ses possibilités de régurgitation sont bonnes.* La jeune solliciteuse *a* obtiendra un deuxième contact trophallactique positif, avec les mêmes caractéristiques que précédemment. En outre, elle organise déjà ses mouvements antennaires qui ne sont plus aussi désordonnés qu'à la sortie du cocon. Mais elle ne sait pas encore répondre aux déplacements antennaires de la sollicitée, et, par suite, prolonger le contact.

b) *Ses possibilités de régurgitation sont réduites.* La sollicitée n'accepte pas le contact et se détourne sous l'effet des mouvements d'antennes et de mandibules de la solliciteuse. Elle préserve son niveau de dominance par rapport à un individu plus jeune qu'elle reconnaît facilement par l'inadaptation de ses stimulations. Mais il arrive que, si l'excitation de la Guêpe *a* est suffisante, et qu'elle aborde franchement son contact mandibulaire, elle obtienne une liaison trophallactique de 4 à 5 secondes. Un tel contact doit être considéré comme positif, car il concrétise une acceptation forcée de la donneuse, sous l'effet des stimulations mandibulaires de la jeune solliciteuse *a*.

2. — LA SOLLICITÉE EST TRÈS DOMINANTE

La jeune Guêpe *a* n'obtient jamais le contact. Si elle insiste « pour le demander », elle subit les manifestations d'agressivité de sa partenaire dominante qui la mordille sur de nombreuses parties corporelles, l'agrippe, introduit de force ses mandibules entre les siennes. Il arrive même que la sollicitée se transforme en solliciteuse et fasse régurgiter à la jeune le résultat de sa première trophallaxie. Ce nouveau contact doit être considéré comme négatif pour la jeune solliciteuse.

En conclusion, selon qu'elle aura rencontré une partenaire dominante ou dominée, la jeune Guêpe *a* aura déjà un rang social différent. Ses 2 premières rencontres vont en effet jouer un grand rôle sur l'évolution de son rapport de dominance par rapport aux naissantes du même âge.

C. — LES CONTACTS TROPHALLACTIQUES SUIVANTS

1. — LES DEUX PREMIERS CONTACTS DE LA GUÊPE *a* ONT ÉTÉ POSITIFS

Après 2 ou 3 contacts trophallactiques positifs, la jeune Guêpe *a* rencontre une de celles qui sont nées en même temps qu'elle, mais qui ont subi seulement l'approvisionnement « forcé » des nourrices

ou qui se sont alimentées sur les régurgitations des larves (nous les appellerons les guêpes *b*). Plusieurs cas se présentent.

a) *Une Guêpe b sollicite une Guêpe a*. La Guêpe *b* n'obtient qu'un contact très court ou n'en obtient pas. On assiste même souvent à une inversion des postures qui concrétise la première « dominance de contact » obtenue par l'ouvrière *a* qui devient sollicituse et se met en posture érigée. L'autre doit alors subir ses stimulations et régurgiter une partie de l'approvisionnement dispensé spontanément par les nourrices, ou de la nourriture prélevée sur les larves. La Guêpe *b* n'obtiendra un contact suivi de régurgitations que si les réserves de *a* sont importantes. Dans ce cas, lorsque l'épuisement de son jabot atteint un certain seuil, c'est toujours *a* qui a l'initiative de la rupture. Ensuite, il n'est pas rare de la voir imposer sa dominance naissante à l'ouvrière *b*, introduisant ses mandibules entre les siennes et se livrant aux petits mordillements classiques.

b) *Une Guêpe a sollicite une Guêpe b*. La Guêpe *a* obtient toujours le contact trophallactique. Si les possibilités de régurgitation de *b* sont réduites, la demande de *a* est accompagnée de mouvements de pattes et de mordillements entre les mandibules de l'autre. La Guêpe *b* accepte avec docilité ces manifestations de « dominance-agressivité ».

2. — LES DEUX PREMIERS CONTACTS ONT ÉTÉ NÉGATIFS

Si la Guêpe *a* a rencontré un individu très dominant au cours de son deuxième contact, elle perd le bénéfice du premier contact positif, par rapport aux ouvrières *b* du même âge. Lorsqu'elles se rencontrent, elles sont toutes les deux dominées par rapport à l'ensemble de la population ; leur liaison obéit aux caractéristiques que nous exposons sous le titre « ouvrières dominées » dans la généralisation des dominances.

II. — GENERALISATION DES DOMINANCES

Il apparaît donc que, si l'âge des Insectes intervient dans l'établissement de leur rang social, le facteur déterminant est la fréquence de leurs trophallaxies positives.

Il est ainsi possible de définir un *âge social* qui est la résultante directe des contacts trophallactiques positifs et négatifs, obtenus successivement par les jeunes ouvrières. Lorsque l'une d'elles

à obtenu, en position de sollicitation, de nombreux contacts trophallactiques positifs, elle domine dans la société des individus du même âge, ou même plus vieux, qui ont obtenu, dans le même temps, moins de contacts positifs ou subi les manifestations de « dominance-agressivité » d'un plus grand nombre d'ouvrières. Cela explique pourquoi la dominance de certains individus est labile et se trouve, à un moment donné, en régression par rapport à d'autres, plus jeunes, qu'ils dominaient auparavant. Les effets positifs des contacts trophallactiques, qu'ils ont sollicités avec succès, sont annulés par la rencontre successive de plusieurs individus très dominants qui les ont soumis aux manifestations de « dominance-agressivité » habituelles. Cette évolution des dominances est représentée par la fig. 46.

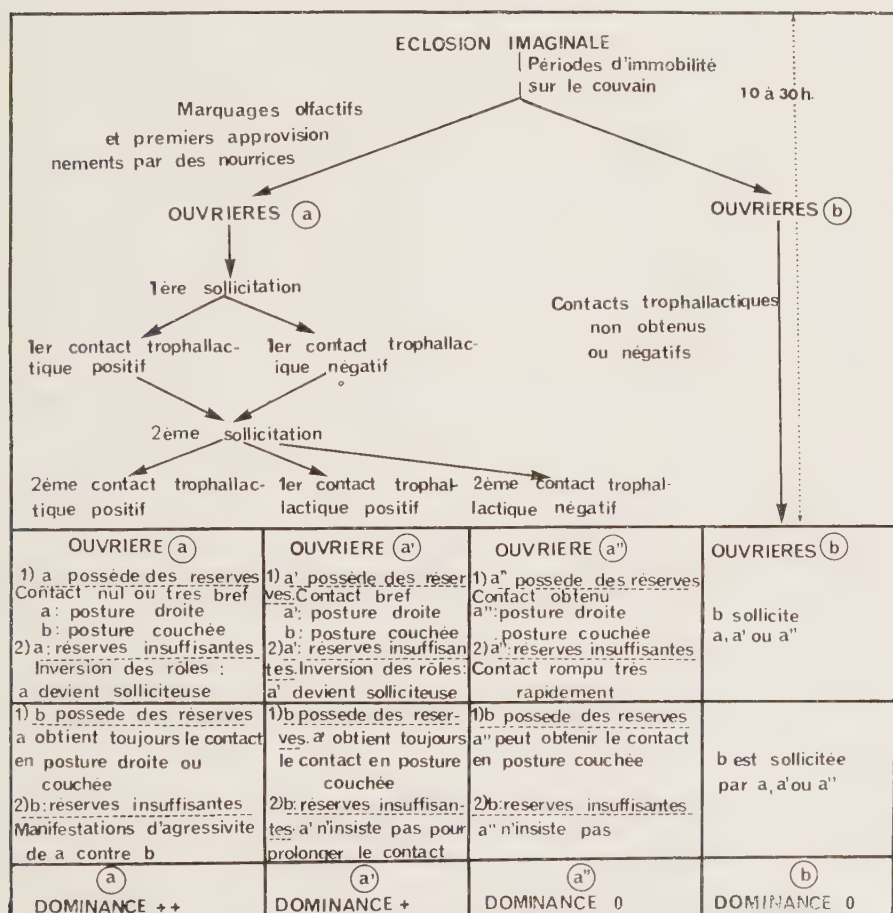


Fig. 46. — Etablissement progressif d'une échelle de dominances entre des jeunes ouvrières du même âge, à partir de leur éclosion imaginaire, en fonction du rapport : Nombre de contacts trophallactiques positifs/nombre de contacts trophallactiques négatifs. Explication dans le texte.

A partir de ce premier schéma, il est facile de généraliser la nature de presque tous les échanges trophallactiques et des manifestations de « dominance de contact » et de « dominance agressive », entre les ouvrières de Guêpes. Nous avons rencontré, au cours des chapitres précédents, des exemples divers de trophallaxie entre des individus de niveau social différent. C'est ainsi que sous l'appellation « dominance de contact », nous avons englobé les réactions de la solliciteuse qui répond efficacement aux essais de rupture de la donneuse et qui prolonge ainsi les régurgitations de cette dernière, même lorsque ses réserves sont devenues trop réduites. De tels actes régulateurs peuvent même entraîner l'épuisement total du jabot de la sollicitée. Le refus du contact trophallactique par une Guêpe sollicitée et dominée déclenche des manifestations de « dominance-agressivité » chez sa partenaire, consistant en mordillements des pièces buccales ; l'exaspération de ce comportement conduit la solliciteuse dominante à agripper sa partenaire et à la mordiller sur tout le corps : elle va même parfois jusqu'à l'amputer de tarsi ou de fragments d'ailes. Nous ne détaillerons pas tous les comportements possibles entre deux ouvrières. Nous traiterons seulement ceux qui apparaissent lorsque 2 individus d'égale dominance se rencontrent. Notons au préalable qu'une ouvrière très dominante aborde toujours un contact trophallactique de front, en posture érigée, alors qu'une ouvrière à dominance faible ou moyenne adopte d'emblée une posture latérale couchée.

1. — OUVRIÈRES A DOMINANCE MOYENNE

Les deux ouvrières s'abordent de front ; après quelques déplacements antennaires, on assiste à deux types possibles de comportement : *a)* les possibilités de régurgitation de la donneuse étant satisfaisantes, la solliciteuse adopte la posture couchée et la stimule, comme nous l'avons décrit dans le schéma général ; *b)* dans le cas contraire, la plus affamée tente de solliciter sa partenaire au moyen des stimulations habituelles. Comme cette dernière ne répond pas positivement à ses stimulations et se retire, elle ne continue pas ses battements antennaires. Elle recherche alors une autre ouvrière aux possibilités de régurgitation plus grandes, ou moins élevée dans l'échelle sociale.

2. — OUVRIÈRES A FORTE DOMINANCE

a) Les possibilités de régurgitation de l'une sont satisfaisantes.

D'emblée, l'ouvrière solliciteuse ne se couche pas, mais adopte une posture érigée, ses deux antennes encadrant les mandibules

de la sollicitée qui régurgite, sans qu'au départ beaucoup de stimulations soient nécessaires (fig. 47). Mais, pour que le contact trophallactique continue favorablement pour la solliciteuse, elle doit bientôt déclencher les stimulations habituelles, d'autant plus fréquemment que le jabot de la donneuse se vide davantage. On observe notamment les réactions antennaires suivantes : l'antenné extérieure, jusque là inactive, se courbe et se déplie rapidement dans l'espace intermandibulaire de la donneuse, l'antenne intérieure glissant sous son bord mandibulaire, où elle est animée de mouvements de va et vient permanents (fig. 48). Ces stimulations déclenchent les mêmes réactions de la donneuse que dans les trophallaxies précédentes. En particulier, elle rabat une antenne à la jonction, lorsque ses réserves diminuent. L'antenne correspondante de la solliciteuse s'oppose à son avancée (fig. 49).

Il faut noter que la solliciteuse conserve sa posture érigée, depuis le début du contact : ceci concrétise une situation dominante de fait. Elle la conserve pendant toute la trophallaxie.

Un peu plus tard, les 2 antennes de la donneuse se rabattent plusieurs fois consécutives à la jonction mandibulaire, mais elles sont toujours contenues et repoussées par celles de la solliciteuse. Comme les stimulations de cette dernière sont continues et bien adaptées en structure et en durée, elles permettent continuellement le renforcement ou le déclenchement d'une régurgitation. Les antennes de la donneuse doivent donc quitter le contact. Puis, à un certain moment, l'antenne gauche de la donneuse arrive à franchir le barrage de l'antenne intérieure de la solliciteuse, mais ne provoque pas la rupture du contact trophallactique. Elle se courbe dans l'espace intermandibulaire de cette dernière et stimule, à son tour, ses pièces buccales. Deux cas peuvent alors se présenter :

1. Si cette réaction se prolonge et si la donneuse accentue sa demande par une poussée des mandibules, on obtient une inversion des rôles, la solliciteuse devenant sollicitée et inversement.

2. Si les stimulations de la solliciteuse sont bien adaptées aux réactions de la donneuse, celle-ci doit retirer son antenne. La donneuse effectue plusieurs fois ce manège, mais son antenne réactionnelle est repoussée chaque fois par l'antenne intérieure de la solliciteuse. 2 ou 3 cycles plus tard, elle ramène de nouveau son antenne dans l'espace intermandibulaire de la solliciteuse : par une poussée simultanée des mandibules et de la tête, elle tente de faire basculer la solliciteuse et d'inverser les rôles, comme dans le premier cas. Il y a donc une lutte continue de dominance entre 2 partenaires très dominantes d'un contact trophallactique. Le rôle de solliciteuse appartient à celle qui possède les stimulations les plus appuyées et les plus fréquentes. Mais, si elle ne maintient pas sans



Fig. 47

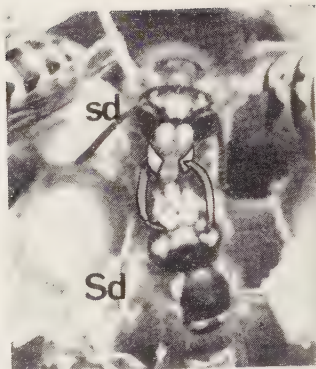


Fig. 48



Fig. 49

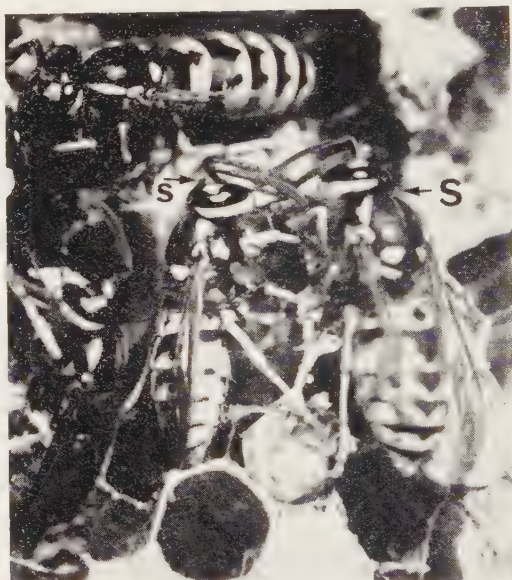


Fig. 50

Fig. 47. — Début de trophallaxie entre deux ouvrières de niveau social élevé. La solliciteuse (*Sd*) adopte d'emblée une posture érigée, en face d'une sollicitée (*sd*) qui régurgite facilement, parce que ses réserves sont abondantes. *r*, pont de substances régurgitées.

Fig. 48. — Suite de la trophallaxie de la fig. 47 entre deux ouvrières de niveau social élevé. La solliciteuse (*Sd*) ne porte pas encore de stimulations appuyées et fréquentes, parce que la régurgitation de la sollicitée (*sd*) est abondante. Elle assure le maintien du contact par son antenne gauche, glissée sur les palpes de cette dernière et commence à recourber l'antenne droite entre ses mandibules.

Fig. 49. — Suite de la trophallaxie entre deux ouvrières de niveau social élevé. La solliciteuse (*Sd*) stimule les pièces buccales intermandibulaires de la sollicitée (*sd*) et repousse en même temps son antenne droite qui se rabattait à la jonction mandibulaire pour rompre le contact.

Fig. 50. — Postures adoptées par deux ouvrières situées au bas de l'échelle sociale. La solliciteuse (*S*), en posture couchée, insinue ses deux antennes entre celles de la sollicitée (*s*), également en posture couchée.

arrêt un niveau stimulant suffisant, elle peut perdre sa posture privilégiée, au bénéfice de l'autre, si bien, qu'en fin de trophallaxie, les rôles sont souvent inversés.

b) *Les possibilités de régurgitation de la sollicitée sont réduites.*

Dans ce cas, la sollicitée refuse toujours le contact. Si la solliciteuse insiste, elle déclenche chez sa partenaire des manifestations d'agressivité d'autant plus brutales qu'elle occupe un rang élevé dans l'échelle sociale.

3. — OUVRIÈRES A FAIBLE DOMINANCE

a) *Les possibilités de régurgitation de la sollicitée sont satisfaisantes.*

Les deux ouvrières s'abordent en position couchée (fig. 50). Si la sollicitée n'est pas d'un rang social trop bas, elle reprend, après le début du contact, sa position érigée et continue à répondre aux stimulations de la solliciteuse de la façon habituelle.

C'est, en particulier, le cas d'une jeune ouvrière sollicitée par une autre ouvrière du même âge, ou légèrement plus vieille de quelques heures, qui sait effectuer les actes et les régulations essentielles de la trophallaxie: stimulations dans l'espace intermandibulaire de la sollicitée au moyen de son antenne extérieure, stimulations des palpes au moyen de son antenne intérieure, en alternance avec les précédentes. La première répond aux stimulations de l'antenne extérieure de sa partenaire en recherchant sans arrêt des contacts antennaires avec elle. La solliciteuse repousse inlassablement ses antennes. Il semble qu'il faille considérer les mouvements antennaires fréquents, mais sans ordre, de la jeune sollicitée, comme l'expression d'une recherche constante de contacts sensoriels. En effet, elle ne cherche pas à rompre la trophallaxie lorsque son jabot se vide, mais continue à répondre aux stimulations de la solliciteuse. A la suite du marquage de la nourriture au moyen de 198 Au, on montre que la jeune sollicitée peut régurgiter presque complètement le contenu de son jabot et rechercher toujours le contact avec sa partenaire (la sollicitée peut présenter après la trophallaxie une radioactivité égale à seulement 4 ou 5 % de celle qu'elle avait avant le contact: tableau 8). En l'absence de régurgitation, la solliciteuse continue ses stimulations antennaires et mordille en même temps les mandibules de la jeune sollicitée. Cette manifestation de dominance caractérise un individu solliciteur assez bas dans l'échelle sociale, éprouvant le besoin de construire sa dominance par une prolongation du contact trophallactique, devenue « inutile » puisqu'il n'obtient plus de régurgitations. Un individu très dominant n'a pas

ce genre de comportement: il rompt le contact dès qu'il a obtenu quelques régurgitations ou attaque beaucoup plus brutalement la sollicitée.

Radioactivité de la nourriture $A_0 = 0,049$ mc.	Radioactivité de la jeune ouvrière venant de s'approvisionner	Radioactivité de la jeune ouvrière venant d'être sollicitée par une sœur plus âgée	Radioactivité résiduelle de la jeune
			Radioactivité initiale
	1200	120	10 %
	1180	60	5 %
	1120	55	4,9 %
	1090	60	6,4 %
	1000	70	7 %
	1000	60	6 %
	960	120	12,5 %
	960	50	5,2 %
	870	45	5,1 %
	820	35	4,2 %

TABLEAU 8. — Radioactivités comparées de jeunes ouvrières, avant et après un contact trophallactique avec des sœurs plus âgées (ces dernières ont 24 heures de plus au maximum).

Les résultats sont exprimés en c.p.s. nets.

b) *Les possibilités de régurgitation de la sollicitée sont réduites.*

L'ouvrière sollicitreuse n'insiste pas après le refus de contact de la sollicitée. Elle peut seulement manifester un faible comportement agressif qui consiste en des avancées mandibulaires, à faible distance des mandibules de la sollicitée.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Il est donc manifeste que les rapports de dominance entre deux ouvrières dépendent essentiellement de la façon dont elles répondent à leurs stimulations réciproques au cours d'un contact trophallactique. *A partir de l'éclosion imaginale, le rapport de dominance est une fonction directe du rapport: nombre de contacts positifs/nombre de contacts négatifs.* Lorsqu'on a suivi exactement cette fréquence pour tous les individus du même groupe, on arrive à prévoir exactement quel sera le dominant et ce qu'il fera par rapport au dominé. Le seul facteur qui puisse modifier leurs relations est le degré de réplétion de l'individu sollicité.

On peut donc parler d'une sorte de « hiérarchie sociale », mais avec des restrictions. Il n'existe pas en effet d'individu alpha qui domine un individu bêta, et cela jusqu'à l'individu omega. Il y a, dans un même groupe, un lot global d'individus très dominants dont les relations dépendent, à tout moment, de leur degré de réplétion. A l'intérieur de ce lot, la dominance de l'un par rapport à un autre peut s'accroître d'un jour à l'autre, s'il a obtenu davantage de contacts positifs, ou décroître pour les raisons inverses. Dans ce dernier cas, l'individu dominé peut descendre dans la « hiérarchie sociale » et s'intégrer dans un lot bêta, inférieur au lot alpha, dont les relations interindividuelles sont bien définies à un moment, mais peuvent changer par la suite. On peut ainsi mettre en évidence des groupes d'individus plus ou moins dominants. Il semble donc que le facteur important dans l'établissement des dominances, soit l'âge social des Insectes, tel que nous l'avons défini, c'est-à-dire le nombre et la fréquence des contacts trophallactiques positifs obtenus depuis la naissance imaginale. C'est probablement parce que PARDI n'avait pas envisagé ce facteur, qu'il n'avait pu expliquer la possibilité d'une régression de la dominance avec l'âge biologique.

DELEURANCE (1952, b) avait donc raison de considérer que toute impulsion se manifestait par une attitude de quête. Cependant, il ne faut pas oublier la nature de cette quête qui met en jeu des stimulations tactiles et olfactives d'un partenaire et des réponses bien adaptées de l'autre. Dans la discussion générale, nous avons élaboré une hypothèse explicative de l'apparition des dominances.

L'établissement d'une échelle de dominances ne perturbe pas la structure du schéma « stimulations-réponses » qui constitue un contact trophallactique.

Les facteurs qui varient sont : les postures des deux partenaires ; les actes de renforcement de la sollicitation, essentiellement constitués par des mouvements de pattes sur les régions frontales et clypéales de l'ouvrière sollicitée (cette dernière est ainsi retenue plus efficacement) ; la fréquence des stimulations, plus importante dans un contact trophallactique constitué par deux partenaires situés en haut de l'échelle sociale.

Enfin, il ne semble pas qu'une ouvrière pondeuse soit forcément la plus dominante de son groupe. Certes, c'est le cas le plus fréquent, mais nous avons pu étudier de petits groupes « orphelins » de 10 à 20 individus, où le plus dominant n'était pas forcément une ouvrière très fertile (fig. 51). Dans un autre travail (MONTAGNER, 1966), nous examinons de façon détaillée les relations des ouvrières pondeuses avec les autres membres de la société. Cependant, précisons que, si les ouvrières pondeuses sont incontestablement parmi les plus dominantes de la société, à l'exclusion de la fondatrice, cela n'implique pas que les ouvrières très dominantes soient

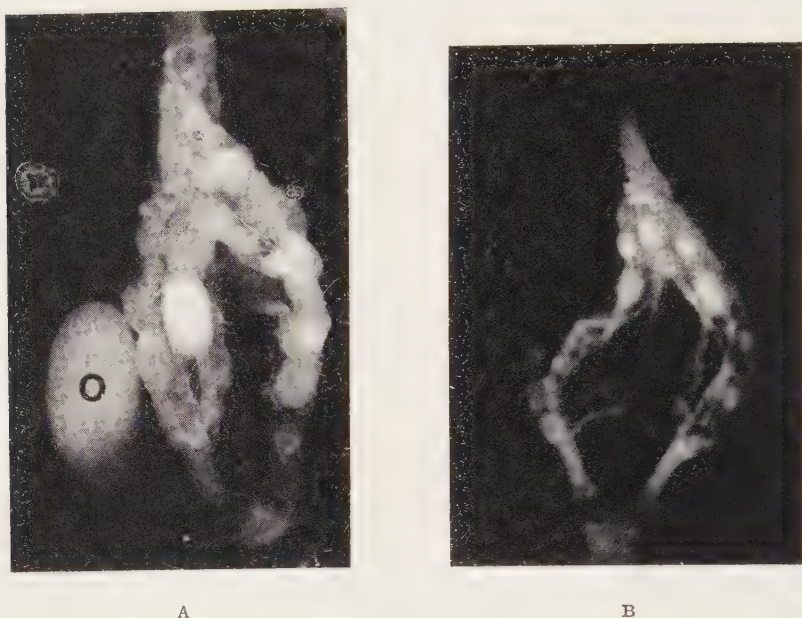


Fig. 51. — Le développement ovarien des ouvrières n'est pas toujours proportionnel à leur niveau de dominance. L'ouvrière B était plus dominante que A, parce qu'elle avait bénéficié de contacts trophallactiques positifs plus nombreux. A, ovaires de l'ouvrière pondeuse A ; O, œuf complètement formé dans une ovariole détachée ; B, ovaires en voie de développement de l'ouvrière non pondeuse B.

forcément pondeuses. C'est-à-dire que, si une ouvrière féconde est le plus souvent très dominante, l'obtention d'un rang social élevé n'agit pas de façon décisive sur le développement de ses ovaires (nous rejoignons par là les doutes formulés par DELEURANCE sur les conceptions de PARDI, en 1952). Les travaux récents de GERVET (1962, 1964), relatifs à l'étude de la ponte dans les sociétés polygynes de Polistes, montrent aussi que la femelle la plus fertile n'est pas forcément la plus dominante.

CHAPITRE VII

LES CONSEQUENCES DES DOMINANCES

I. — INFLUENCE SUR LA REPARTITION DES TACHES

JANET (1895) établit la liste des tâches dans le nid en place, mais n'arriva pas à discerner la moindre division du travail; tout au plus, admit-il que, pendant la même journée, il semblait y avoir une certaine continuité dans l'activité de la Guêpe: si elle avait consacré, par exemple, la matinée à la construction, elle continuait à le faire jusqu'au soir. Il trouva que la jeune Guêpe était plus particulièrement disposée aux actes de construction, 24 heures après son éclosion. Depuis JANET, les auteurs se sont accordés pour admettre qu'il n'y a pas de répartition des tâches analogue à celle que RÖSCH a découvert chez l'Abeille (1925, 1930). Il ressort d'autres travaux (GAUL, 1948; BRIAN et BRIAN, 1952) qu'il existe bien parfois une certaine orientation de l'activité des Guêpes, particulièrement dans la construction des cellules et de l'involucre, mais elle est très labile. Il a donc été conclu à une plasticité très grande de la répartition des tâches dans le nid selon l'évolution des besoins.

De notre côté, nous avons marqué des Insectes depuis leur éclosion, sur le nid et sur des rayons mis à l'étuve pour rechercher si l'établissement des dominances jouait un rôle dans la répartition des tâches sociales. Etant donné que les dominances se forgent à partir de la naissance, nous avons examiné successivement les diverses capacités sociales du jeune imago, ses fonctions effectives à l'intérieur de la colonie et l'évolution de ces dernières.

A. — LES CAPACITES SOCIALES DES JEUNES GUEPES

Les jeunes Guêpes peuvent pratiquement remplir toutes les tâches que nécessitent l'équilibre et la continuité de la vie sociale. Nous avons étudié leurs comportements de la façon suivante.

Les fonctions de nourrices et d'approvisionneuses à faible distance. Nous avons laissé un fragment de couvain operculé à l'étuve pendant quelques heures, jusqu'à la naissance de 20 ouvrières qui ont été mises dans une cage, en présence d'un rayon contenant

des larves à tous les stades. Elles disposaient de miel marqué au moyen de 198 Au. Un jour plus tard, nous avons mesuré la radioactivité des ouvrières et des larves. Des cagettes témoins renfermaient des ouvrières du même nid, âgées de 5 à 15 jours au départ de l'expérience: elles ont été mises dans les mêmes conditions expérimentales que les jeunes. Les résultats (fig. 52) ont montré

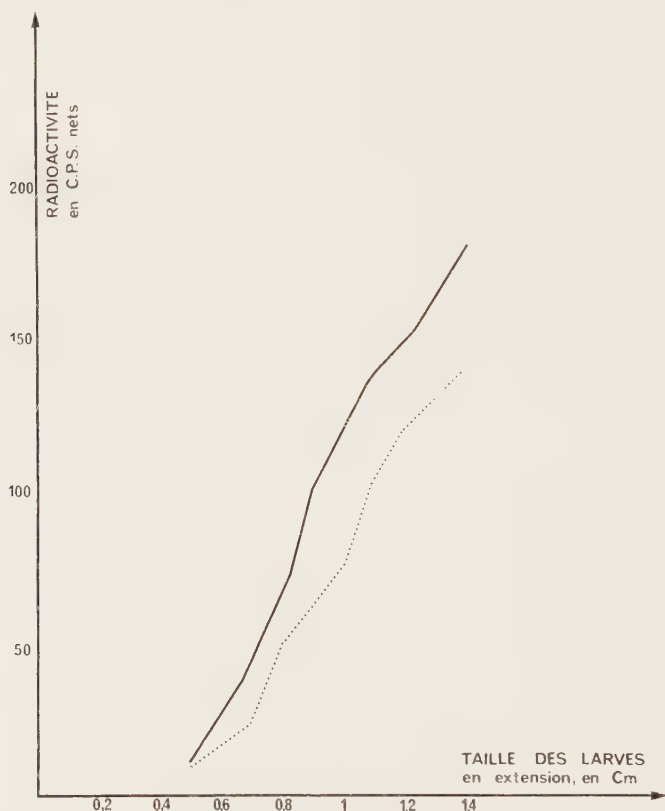


Fig. 52. — Approvisionnements comparés de larves par des ouvrières âgées de 5 jours (—) et par des jeunes de moins de 2 jours (...).

que, malgré les capacités d'élevage statistiquement meilleures des ouvrières âgées (au seuil 95 %), les jeunes étaient capables de bien alimenter les larves. Il apparaît donc que, contrairement à l'opinion de VERLAINE (1932), les jeunes imagos sont capables d'approvisionner le couvain, très tôt et sans difficultés. L'observation montre que, au retour de la source de nourriture, elles ne sont pas retenues par les autres ouvrières comme dans le lot témoin, leur appétition sociale n'étant sans doute pas totalement développée. Elles vont

nourrir les larves et, après de courtes périodes d'immobilité, reprennent leur manège de la source de nourriture aux larves.

Les fonctions de constructrices. Elles sont faciles à mettre en évidence. Dans une cagette, on introduit une vingtaine d'ouvrières naissantes sur un fragment de rayon contenant des larves à tous les stades. Le matériau de construction est constitué par du papier buvard. Un jour plus tard, les jeunes ont construit des écailles involucraires sur les bords libres qu'elles ont rencontrés: canevas de fils métalliques ou parois de la cagette. La seule condition qu'il faut respecter est le maintien de la température à 28-30° C.

B. — LES FONCTIONS EFFECTIVES 24 HEURES APRES L'ECLOSION

Après son éclosion imaginale, la Guêpe se débarrasse des restes du cocon qui l'enveloppait durant sa nymphose. Puis elle entre en période de repos: elle se couche sur le rayon ou introduit sa tête dans un alvéole. Cette phase d'inactivité, entrecoupée de petits déplacements sur les rayons, peut durer 24 heures, si la température du nid n'est pas favorable (en dessous de 25° C). Cette phase d'immobilité est entrecoupée de petits déplacements, au cours desquels elle subit ses premiers contacts avec les Guêpes plus âgées. Nous avons vu comment s'établissent les contacts trophallactiques à partir de ces premières rencontres, et comment le comportement de la Guêpe peut être ensuite modifié. Après leurs périodes d'immobilité, qui correspondent peut-être à des phénomènes de maturation, les jeunes sollicitent avec succès les larves ou les nourrissent, si elles ont elles-mêmes reçu de la nourriture de leurs sœurs plus âgées. Le plus souvent, il apparaît que, deux ou trois jours après leur naissance imaginale, elles sortent du nid et remplissent des fonctions de pourvoyeuses pendant un temps variable qui dépend de la rapidité d'évolution de leur « dominance de contact ». En même temps, elles rapportent des boulettes de bois qu'elles déposent selon la stimulation stigmergique classique (GRASSÉ, 1960). Le départ du nid n'a pas en effet une signification totale et exclusive de recherche de nourriture, la Guêpe pouvant très bien ramener des boulettes de bois, alors que son jabot est plein. Si elle a trouvé une source abondante de nourriture, elle délaisse la récolte des matériaux de construction; sinon, elle récolte presque exclusivement ces derniers, dépose ses boulettes de bois mâché et sollicite enfin sa nourriture dans le nid, avec plus ou moins de succès, selon son rapport de dominance avec les individus sollicités. La fig. 53 nous montre ensuite les possibilités de fonction sociale de l'ouvrière, en fonction de ses rapports avec les autres membres de la communauté.

a) Si la jeune ouvrière garde un rang relativement bas dans l'échelle sociale, elle continue le plus souvent ses fonctions de pourvoyeuse. Elle nourrit les larves à son retour au nid, à condition

qu'elle n'ait pas été sollicitée auparavant par des individus plus dominants.

b) Si sa dominance évolue favorablement, elle reste sur le couvain et se consacre en grande partie à l'alimentation des larves ; si, pendant ce temps, elle prend des boulettes de bois aux pourvoyeuses, elle peut très bien se livrer à des actes de construction ; stimulée par cette activité, elle peut quitter le nid et se

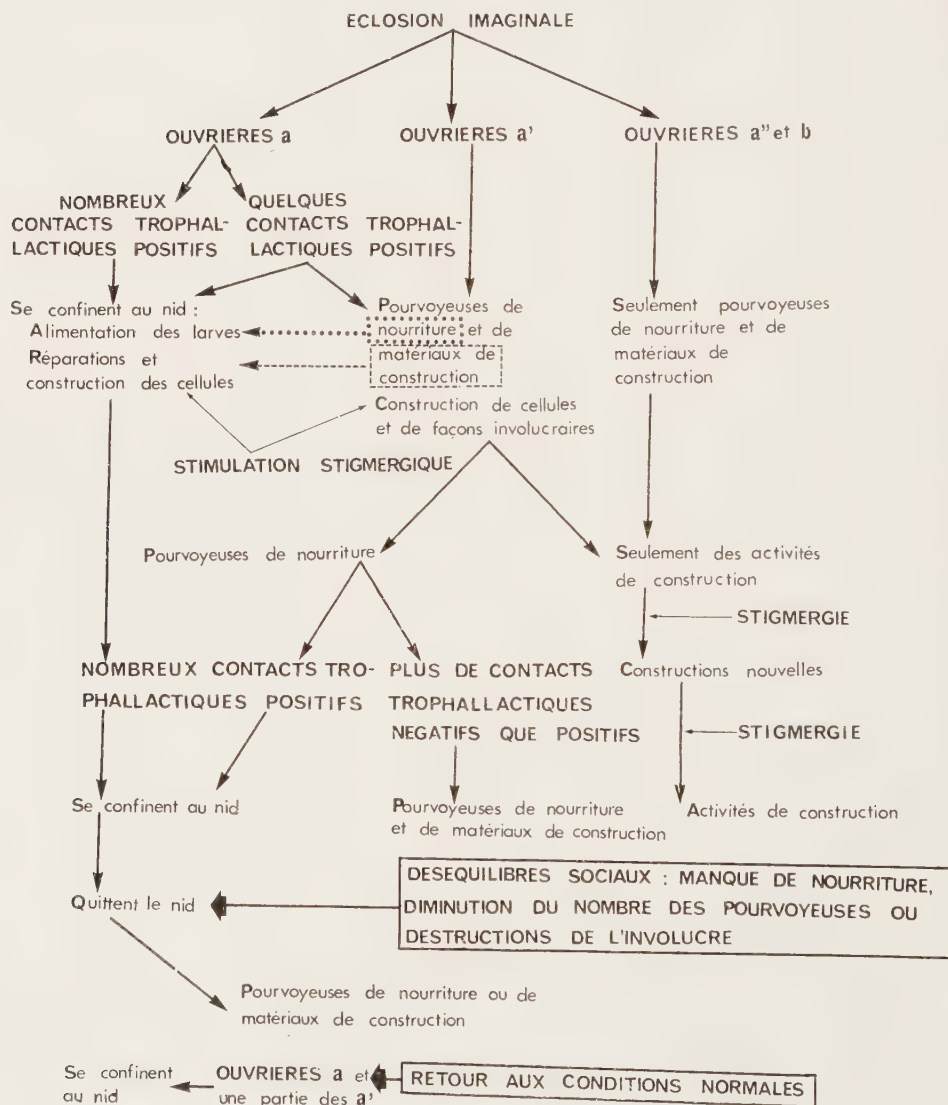


Fig. 53. — Influence de l'établissement d'une échelle de dominances sur la répartition temporaire des tâches dans le nid de Guêpes.

transformer momentanément en pourvoyeuse de nourriture ou de boulettes. Le lendemain, après les contacts subis ou obtenus sur le couvain avec les autres ouvrières pendant la nuit, elle reprend ses fonctions précédentes.

La répartition des tâches dans le nid dépend donc partiellement de l'évolution des dominances entre les ouvrières. En général, une ouvrière dominée se consacre 2 ou 3 jours après son éclosion à l'approvisionnement du nid et à l'apport de matériaux de construction, qu'elle utilise elle-même ou transmet à d'autres (fig. 53). Après les succès répétés de ses contacts trophallactiques, elle se confine au nid où elle reçoit les réserves des approvisionneuses. Elle nourrit alors les larves. Elle peut aussi construire des écailles involucraires ou des cellules, si elle a pris des boulettes de papier à celles qui en ont rapporté de l'extérieur. Lorsqu'il se produit un déséquilibre dans le nid (manque de nourriture, mortalité abondante des approvisionneuses ou destructions partielles ou totales de l'involucre), elle va chercher elle-même l'approvisionnement et les matériaux de construction à l'extérieur, à la seule condition que ses ovaires ne soient pas développés. Dès que les conditions normales sont rétablies, elle se confine de nouveau au nid et reprend ses occupations « intérieures ».

II. — LES MANEGES TROPHALLACTIQUES A LA DESAGREGATION SOCIALE

Comme nous l'avons déjà mentionné dans le chapitre III, il se produit dans les nids d'automne des contacts trophallactiques fébriles, empreints de manifestations agressives entre les ouvrières et les fondatrices filles. En effet, les fondatrices filles ont besoin d'une alimentation abondante et sollicitent sans arrêt les ouvrières. Il en résulte un bouleversement dans l'échelle sociale, car elles réussissent très souvent à retenir les ouvrières, sans tenir compte de leurs signaux antennaires et, par suite, de leurs possibilités de régurgitation. La répétition de ces comportements provoque l'excitation d'un nombre d'ouvrières de plus en plus grand, au cours de la plupart des contacts trophallactiques.

Nous avons donc analysé les mécanismes de sollicitation des fondatrices filles et les modifications qu'ils provoquent dans le comportement des ouvrières. Dans une première phase, nous avons mis 30 ouvrières sur un rayon, uniquement constitué par des grandes cellules qui contenaient des larves à tous les stades et des nymphes. Un récipient de miel a été placé à un mètre du rayon. Ainsi, nous avons pu suivre la naissance des fondatrices filles et leurs premiers contacts trophallactiques avec les ouvrières.

Dans une deuxième phase, nous avons accentué les perturbations dans les rapports de dominance des ouvrières, en apportant sur le rayon des ouvrières étrangères, issues de deux nids différents où elles étaient très dominantes. Il se produit alors des luttes violentes, où les « dominances de contact » deviennent rares, au bénéfice des « dominances-agressivité ». Les stimulations antennaires font place aux stimulations mandibulaires pendant les trophallaxies.

Nous insisterons donc sur les comportements suivants : dans la première phase, on notera l'apparition d'une nouvelle forme de dominance : la « dominance de masse », imposée par les fondatrices filles aux ouvrières ; dans la deuxième phase, les ouvrières seront très perturbées par le mélange de leurs odeurs sociales et par la contestation permanente de leur ancien rang social.

A. — LES CARACTERISTIQUES DU COMPORTEMENT DE SOLLICITATION ET LA DOMINANCE DE MASSE DES FONDATRICES FILLES

1. — LES CARACTÉRISTIQUES D'UNE TROPHALLAXIE NORMALE.

Après leur éclosion imaginale, les fondatrices filles subissent comme les jeunes ouvrières de véritables opérations de marquage et de dominance de la part d'ouvrières âgées ou d'autres fondatrices filles. Elles sollicitent ensuite les régurgitations des ouvrières de la façon particulière. Nous avons pu observer en même temps ces deux sortes de comportements (fig. 54).

Les jeunes fondatrices établissent et assurent le maintien du contact trophallactique avec une ouvrière par l'action conjuguée de leur plus grande masse et de leurs stimulations antennaires et « pal-paires ». Leurs palpes sont particulièrement longs et animés de mouvements très rapides qui les amènent fréquemment au contact de ceux de l'ouvrière sollicitée. La fig. 54 montre que les palpes de la jeune fondatrice sont dirigés en érection vers la régurgitation. Il ne faut pas voir dans ce comportement une recherche systématique de la stimulation des palpes de la sollicitée. Il semble que la fondatrice fille soit, avant tout, excitée par la perception de la régurgitation et que ses palpes soient ainsi animés de mouvements rapides et désordonnés qui les amènent constamment sur ceux de l'ouvrière sollicitée. Ces déplacements assurent un état stimulant constant de cette dernière, et, par suite, la continuité du contact trophallactique.

Chez les fondatrices filles, jeunes ou âgées, les déplacements de l'antenne intérieure ne sont pas toujours coordonnés avec les stimulations de l'antenne extérieure. En outre, ils ne répondent pas aux réactions de la sollicitée, comme chez les ouvrières. Il semble

que l'antenne intérieure soit handicapée par sa plus grande longueur, malgré ses possibilités de courbure qui l'amènent de temps en temps à la jonction des mandibules. Les palpes remplissent en partie le rôle qu'elle a chez les ouvrières. Cependant, cette antenne ne reste pas immobile : elle effectue des déplacements le long de la mandibule droite de la sollicitée et vers les ouvrières qui tentent de s'intercaler dans la trophallaxie. Il semble que la plupart de ses mouvements doivent être considérés comme des mouvements d'accompagnement de l'antenne extérieure. En effet, lorsque l'ouvrière veut rompre le contact et refuse d'autres régurgitations, la fondatrice fille ne cherche pas à repousser les antennes



Fig. 54. — Une jeune fondatrice fille (*f*) sollicite sa nourriture d'une ouvrière (*s*). Son antenne gauche ne stimule pas encore précisément les pièces buccales intermandibulaires de cette dernière. La jeune fondatrice fille renforce sa demande de nourriture en détenant sa patte antérieure gauche sur le bord latéral de la tête de l'ouvrière. Pendant ce temps, elle subit l'opération de reconnaissance et de « marquage » d'une fondatrice fille plus âgée (*F*).

de l'ouvrière au moyen de son antenne intérieure, comme cela se passe entre ouvrières. Ses puissantes mandibules maintiennent celles de l'ouvrière sollicitée et les mordillent, en même temps que l'une ou ses deux antennes viennent balayer l'espace intermandibulaire de celle-ci. Lorsque l'ouvrière esquisse un mouvement de retraite, la fondatrice fille avance en même temps que l'autre recule, ses mandibules toujours engagées entre les siennes, alors qu'une de ses pattes maîtrise l'ouvrière et l'empêche de rompre la jonction. Le plus souvent, l'ouvrière parvient à se dégager, lorsqu'une autre

ouvrière est attirée par le contact trophallactique et s'intercale. Dans ce cas, la nouvelle arrivante ne cherche pas à attaquer ou à stimuler l'ouvrière sollicitée, mais la fondatrice fille solliciteuse. Elle la poursuit même souvent avec acharnement, cette dernière réussissant à anihiler cette « dominance agressive » par sa propre « dominance de masse », constituée par de puissants mouvements de pattes et de mandibules.

L'antenne extérieure de la fondatrice fille est animée de mouvements de courbure, semblables à ceux des ouvrières solliciteuses. Ce n'est qu'après une certaine adaptation, une répétition des contacts interindividuels qu'elle s'avère capable de stimuler efficacement la sollicitée. La fig. 54 montre que l'antenne extérieure de la jeune fondatrice (âgée de moins de 24 heures) ne se courbe pas sur les pièces buccales intermandibulaires de l'ouvrière sollicitée. En revanche, la fig. 56 montre qu'une fondatrice fille âgée de plusieurs jours sait parfaitement stimuler sa partenaire, tout comme une ouvrière.

De toute façon, la fondatrice fille solliciteuse impose à l'ouvrière sollicitée une « dominance de masse » purement musculaire. Cette dominance n'est pas issue d'échanges de stimulations et de réponses tactiles adaptées et fines, comme celles qui se produisent entre les ouvrières. D'emblée, la fondatrice fille renforce presque toujours le contact qu'elle a obtenu par une ou deux pattes homolatérales, appuyées sur les joues, le front ou la mandibule de la sollicitée (fig. 54). La suite du contact dépend du rang social de l'ouvrière sollicitée :

a) *L'ouvrière sollicitée est peu dominante.* La dominance de la fondatrice fille s'établit sans mal. Deux possibilités peuvent se présenter :

1. Si les capacités de régurgitation de l'ouvrière sollicitée sont suffisantes, le contact trophallactique se déroule comme nous l'avons décrit précédemment. Les fig. 55, 56 et 57 montrent trois phases de stimulation d'une ouvrière par une fondatrice fille. On retrouve exactement ce que nous avons vu chez les ouvrières (fig. 55: maintien du contact par la fondatrice au moyen de ses 2 antennes ; fig. 56: stimulation des pièces buccales intermandibulaires de l'ouvrière sollicitée ; fig. 57: réponse antennaire de l'ouvrière sollicitée à la stimulation de la fondatrice fille). L'ouvrière sollicitée peut être retenue par les antennes et les pattes de la fondatrice, jusqu'à l'épuisement total de son jabot.

2. Dans le cas contraire, l'ouvrière sollicitée subit une véritable agression: les mandibules de la fondatrice fille effectuent des mouvements de tenaille entre les siennes. La fondatrice fille déséquilibre très souvent l'ouvrière sollicitée, la bouscule et continue à mordiller les pièces buccales de son espace intermandibulaire.

Fig. 55. — La fondatrice fille (F) maintient le contact trophallactique au moyen de ses deux antennes appliquées de part et d'autre de la région mandibulaire de l'ouvrière sollicitée (s).

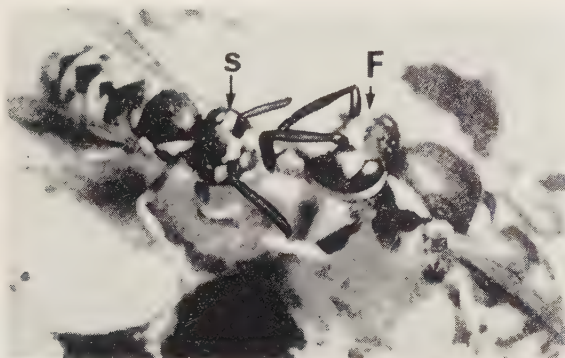


Fig. 56. — La fondatrice fille stimule les pièces buccales intermandibulaires de l'ouvrière.

Fig. 57. — Suite de la fig. 56. Réponse de l'ouvrière sollicitée par son antenne gauche à la stimulation portée par la fondatrice fille.

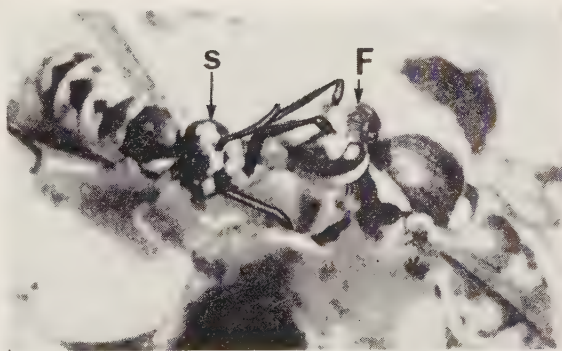


Fig. 58. — Une fondatrice fille (F) rompt une trophallaxie, repousse l'ouvrière sollicitée (S) et attire vers elle les mandibules de l'ouvrière sollicitée (s), au moyen de sa patte antérieure droite.

b) *L'ouvrière sollicitée est très dominante.* Cette ouvrière subit tout d'abord l'influence de la dominance massive de la fondatrice fille, puis deux possibilités peuvent se présenter :

1. Si ses possibilités de régurgitation sont bonnes, elle accepte le contact, mais, après quelques régurgitations, elle ne le prolonge pas sans stimulations antennaires précises. Lorsque la fondatrice fille insiste, l'ouvrière rompt le contact et mordille ses pièces buccales. Puis elle monte sur sa tête et son thorax et continue ses mordillements, parfois jusqu'à l'amputation d'ailes ou de tarses.

2. Dans le cas contraire, c'est l'ouvrière qui se met en position de sollicitation et mordille d'emblée la langue de la fondatrice fille, en essayant de lui imposer sa propre dominance. Ainsi, c'est l'ouvrière qui, de sollicitée et soumise à la dominance de masse de la fondatrice fille, devient solliciteuse. Le plus souvent, elle obtient des régurgitations de la fondatrice fille.

2. — LA FONDATRICE FILLE S'INTERCALE DANS UN CONTACT TROPHALLACTIQUE.

Si l'ouvrière solliciteuse n'est pas très dominante, la fondatrice fille arrivante la bouscule, profite du résultat de ses stimulations antennaires et absorbe les substances liquides, régurgitées par l'ouvrière sollicitée. La fig. 58 montre une fondatrice fille (F) qui repousse une ouvrière solliciteuse (S), tout en attirant vers elle les mandibules de l'ouvrière sollicitée (s) au moyen de sa patte avant droite. Dans ce cas, la fondatrice fille maintient l'écartement des mandibules de l'ouvrière sollicitée au moyen des siennes et porte des stimulations antennaires dans son espace intermandibulaire : la stimulation des palpes de l'ouvrière est toujours assurée par ses propres palpes.

3. — SOLLICITATION D'UNE FONDATRICE FILLE PAR UNE OUVRIÈRE.

Il est assez rare que la fondatrice fille régurgite sous l'effet des stimulations d'une ouvrière solliciteuse. D'ailleurs, le contact trophallactique n'est pas souvent accepté par la fondatrice fille. Elle reste insensible aux stimulations de l'ouvrière, habituellement responsable du déclenchement des régurgitations. Néanmoins, le contact peut être obtenu par une solliciteuse très dominante. Cette dernière monte sur la fondatrice fille, l'agrippe fébrilement et introduit de force ses mandibules entre les siennes. Un tel contact ne dure jamais longtemps, car la fondatrice fille parvient toujours à se dégager de l'emprise de l'ouvrière grâce à sa plus grande masse, sauf si elle est très jeune.

B. — L'EXCITATION COLLECTIVE DES OUVRIERES

En automne et dans les conditions de notre expérience, les ouvrières sont très excitées par le moindre contact trophallactique se produisant sur le rayon (fig. 59). Le plus souvent, elles viennent s'agglutiner autour des 2 partenaires. La fig. 60 montre que les ouvrières, excitées par un contact entre une fondatrice fille et une ouvrière, sont venues se grouper autour d'elles. Si la sollicitieuse d'un tel contact n'est pas très dominante, elle se retire et cède la place à la plus dominante des autres. Celle-ci obtient des régur-



Fig. 59. — Excitation de deux ouvrières (O), provoquée par un contact trophallactique entre deux autres ouvrières. (S), ouvrière sollicitieuse ; (s), ouvrière sollicitée.



Fig. 60. — Excitation de trois ouvrières, provoquée par une trophallaxie entre une fondatrice fille (F) et une ouvrière (non visible sur la photographie).

gitations ininterrompues, grâce à la continuité des stimulations de la précédente solliciteuse et des siennes, dans l'espace intermandibulaire de la donneuse. Si elle est très dominante, elle prolonge le contact en bénéficiant des régurgitations continues de la donneuse, sans se soucier, ni de la bousculade des autres solliciteuses, ni de leurs stimulations antennaires qui arrivent dans son espace intermandibulaire, ni des mandibules qui tenaillent ses pièces buccales. Lorsqu'une telle solliciteuse a épuisé les réserves de la donneuse, c'est vers elle que se tournent la ou les autres solliciteuses les plus dominantes. Deux possibilités peuvent se présenter :

1. L'acceptation d'un nouveau contact par l'ancienne solliciteuse ; on obtient ainsi de véritables relais trophallactiques en chaîne.

2. Une réponse agressive de l'ouvrière sollicitée, souvent accompagnée d'une inversion de postures.

Ainsi, il semble que les combats observés dans un nid en automne, pendant la période des fécondations, soient dûs à des luttes de dominances, exaspérées par la dominance de masse des fondatrices filles et la perte de toute hiérarchie sociale.

CONCLUSION

Les manèges de sollicitation trophallactique des fondatrices filles s'expliquent donc de la même façon que ceux des ouvrières. Ils se déroulent avec des stimulations et des réponses absolument identiques.

Deux faits nouveaux apparaissent. 1) En l'absence des stimulations de l'antenne extérieure, ce sont les palpes de la fondatrice qui assurent un état stimulant constant au niveau des pièces buccales de l'ouvrière sollicitée. L'antenne intérieure est en effet trop longue pour assurer une stimulation précise des palpes de cette dernière.

- 2) Les fondatrices filles renforcent leurs demandes de nourriture par de puissants mouvements de pattes et leur masse musculaire plus importante. Cette constatation explique que, lorsqu'elles sollicitent leur nourriture d'ouvrières très dominantes et les font régurgiter sans assurer les stimulations habituelles, elles perturbent l'échelle sociale préétablie. Elles sont ainsi responsables, en partie, des combats et des excitations collectives qui aboutissent peu à peu à la désagrégation sociale.

CHAPITRE VIII

SUPPORT HISTOLOGIQUE
DES COMPORTEMENTS TROPHALLACTIQUES

L'étude histologique et morphologique des antennes d'ouvrières et de mâles a été effectuée pour préciser le rôle de leurs récepteurs tactiles et olfactifs dans les actes trophallactiques. Nous avons retrouvé les mêmes sensilles que VÖGEL (1920): les *sensilla basiconica*, grands cônes olfactifs; les *sensilla placodea*, plaques olfactives à la surface de la cuticule; les *sensilla trichodea*, poils de structure et, apparemment, de fonction différentes; les *sensilla coeloconica* et *ampullacea*, cônes qui se trouvent sous la cuticule et qui débouchent à la surface de l'antenne par un canalicule.

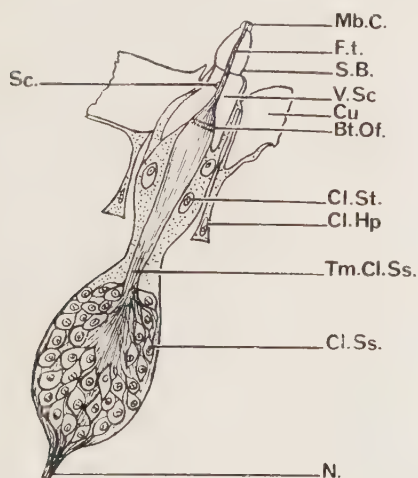


Fig. 61. — Structure d'un cône sensoriel (*sensillum basiconicum*) d'une antenne d'ouvrière, d'après VÖGEL. (*Bt.Of.*), bâtonnets olfactifs; (*Cl.Hp.*), cellules hypodermiques; (*Cl.Ss.*), cellules sensorielles; (*Cl.St.*), cellules de soutien; (*Cu.*), cuticule; (*F.t.*), filets nerveux terminaux; (*Mb.C.*), membrane externe du cône; (*N.*), nerf; (*Sc.*), sécrétion; (*Tm.Cl.Ss.*), terminaisons des cellules sensorielles; (*V.Sc.*), vacuole sécrétoire.

D'après les travaux de HAUSER (1880), FOREL (1910) et VON FRISCH (1919, 1921), il semble bien que les *sensilla basiconica*, *placodea* et *trichodea olfactoria* soient responsables de la perception des substances odorantes. Ils ont tous la structure décrite par VÖGEL (1920). La figure 61 représente un *sensilla basiconica*.

Les *sensilla basiconica* se présentent extérieurement sous la forme de grands cônes. Ils jouent probablement le rôle essentiel dans la perception des odeurs, étant donné la minceur de leurs parois externes (inférieures à $1\ \mu$ selon RICHARDS, 1952) et leur plus

grande surface. Nous avons étudié plus précisément la répartition globale de ces cônes sur l'antenne. Deux faits essentiels sont à retenir :

1. Les cônes sont surtout nombreux sur les 5 articles distaux. Leur nombre diminue sur les autres articles distaux, jusqu'au 7^e inclus. Ils sont très rares et souvent absents sur les articles proximaux.

2. La répartition des cônes olfactifs à la surface de l'antenne est différente chez les ouvrières et la fondatrice d'une part, et les mâles d'autre part. La fig. 62 montre que, chez les mâles, les *sensilla basiconica* sont peu abondants et répartis de façon éparse sur tout le pourtour de l'antenne. Chez les castes femelles, ces mêmes sensilles sont répartis sur un secteur qui part du dessous pour arriver sur le dessus de l'antenne, en passant par l'intérieur, comme l'indique la fig. 62. Ceci laisse un secteur d'environ 100 à 120° à peu près dépourvu de sensilles. Les autres types de sensilles ont une répartition sensiblement identique.

Rappelons que, lorsqu'on sectionne l'antenne d'une jeune ouvrière, au niveau du 4^e article distal, elle reste capable, dans une certaine mesure, de bien solliciter sa nourriture des autres ouvrières.

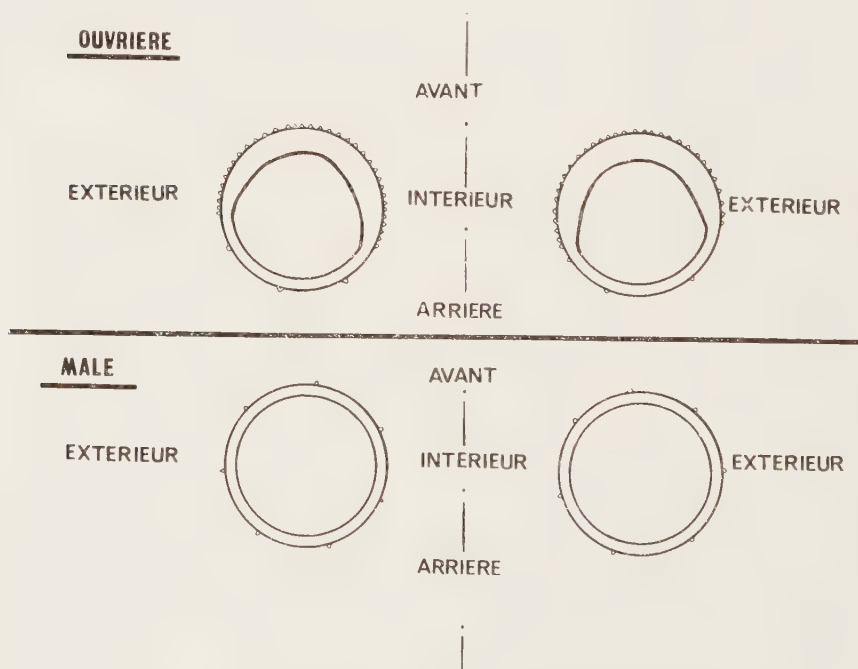


Fig. 62. — Répartition globale des cônes olfactifs à la surface des antennes d'ouvrières et de mâles, au niveau des 4^e et 5^e segments distaux. Les antennes sont figurées en coupe transversale. L'orientation est faite par rapport à l'axe du corps des Insectes (— — —).

Par contre, elle n'est apte à le faire que dans des conditions exceptionnelles, lorsque la section concerne les 7 articles distaux.

Ceci peut s'expliquer de deux façons différentes : l'antenne serait trop courte après la deuxième section ; ou bien l'antenne ne posséderait plus assez d'éléments sensoriels qui lui indiquent à distance la présence de nourriture entre les mandibules des autres ouvrières. En effet, les Guêpes ainsi mutilées ne perçoivent pas aussi bien la présence d'approvisionneuses gavées que les ouvrières intactes.

Nous avons fait ensuite le rapprochement entre la localisation sectorielle des sensilles à la surface de l'antenne et les déplacements de cette dernière. Nous avons montré que, au cours d'une trophallaxie, une des antennes de l'ouvrière solliciteuse se courbe très souvent dans l'espace intermandibulaire de l'ouvrière sollicitée. La courbure de l'antenne se fait précisément à l'endroit du secteur riche en cônes olfactifs et en sensilles de toutes sortes. En outre, elle concerne le plus souvent les 4 ou 5 articles distaux. Il est vraisemblable que ces sensilles sont excités par la perception de substances prêtes à être régurgitées, ou effectivement régurgitées. En conséquence, la solliciteuse amène toujours ce secteur antennaire dans l'espace intermandibulaire de la sollicitée. Ce même secteur, également riche en *sensilla trichodea*, munis d'un long flagelle, doit servir en même temps à la stimulation des poils tactiles qui se trouvent essentiellement sur le labre, les galea et les lacinia des maxilles.

Cette répartition inégale de sensilles olfactifs et tactiles doit jouer un rôle essentiel dans les courbures spontanées de l'antenne d'une très jeune solliciteuse, au cours de ses premiers contacts avec des partenaires plus âgées. En effet, au début d'une trophallaxie, la courbure antennaire de la jeune ouvrière se produit bien dans l'espace intermandibulaire de sa partenaire, tant que les régurgitations de celle-ci sont abondantes. Puis, lorsque ces dernières diminuent, la jeune solliciteuse reporte son antenne extérieure sous les mandibules, là où se fait la jonction des langues. Son excitation s'est donc déplacée de l'espace intermandibulaire de l'ouvrière sollicitée au pont de substances régurgitées qui réunit les deux Insectes. C'est toujours le secteur antennaire riche en sensilles qui se porte dans ces deux zones. Il est donc vraisemblable que le déterminisme des premières courbures antennaires des jeunes ouvrières réside dans l'excitation inégale de leurs récepteurs olfactifs. Cependant, lorsque la jeune Guêpe retire son antenne extérieure de l'espace intermandibulaire de sa partenaire et l'amène au-dessous de ses mandibules, celle-ci rompt le contact. Cette dernière réaction n'est pas étonnante, puisque nous savons que, lorsque l'ouvrière sollicitée ne reçoit plus les stimulations nécessaires au déclenchement ou au renforcement de ses régurgitations, elle rompt immédiatement le contact. Ce n'est que par la répétition des contacts trophallactiques

que la jeune ouvrière recourbera son antenne dans l'espace intermandibulaire de l'ouvrière sollicitée, à cause d'abord de la répartition sectorielle de ses sensilles olfactifs, puis, de plus en plus, à cause de la nécessité de porter des stimulations fréquentes et appuyées pour obtenir la continuité du contact et des régurgitations.

En revanche, le mâle ne semble pas pouvoir effectuer des mouvements de courbure aussi bien adaptés: ceci résulte probablement de la répartition éparse de ses éléments sensoriels à la surface de l'antenne (fig. 62).

Il est difficile d'attribuer une fonction sensorielle bien précise à tous les récepteurs; on ne peut en effet supprimer une catégorie sans léser les autres, étant donné leur grand nombre et leur intrication. Il est probable que les *sensilla basiconica*, les *sensilla placodea* et les *sensilla trichodea olfactoria* servent tous à la réception de stimuli chimiques, étant donné la minceur de leur membrane cuticulaire et leur structure identique.

Les *sensilla trichodea*, munis d'un long flagelle, doivent servir à la réception des stimulations tactiles et peut-être aussi des mouvements: ils sont en effet nombreux sur les 5 articles proximaux du funicule antennaire de la Guêpe. Or, chez l'ouvrière sollicitée, c'est le secteur qui reçoit le plus souvent les « caresses » de l'antenne extérieure de l'ouvrière sollicitrice. Il est donc probable que cette stimulation est recueillie par les *sensilla trichodea*, munis d'un long flagelle.

Quant aux *sensilla coeloconica* et *ampullacea*, il est encore plus difficile de leur attribuer un rôle précis. On leur accorde généralement une fonction olfactive, par analogie avec ce qu'on a trouvé chez d'autres Insectes. Peut-être existe-t-il une perception olfactive différentielle? Nous pensons que l'électrophysiologie peut nous donner une réponse à ce problème.

Nous avons commencé l'enregistrement des phénomènes électriques issus de chaque article de l'antenne, selon la technique de Boistel (1957). Mais les résultats sont encore incomplets.

CONCLUSION

Il semble donc qu'il y ait un rapport entre la localisation des sensilles et les mouvements de courbure de l'antenne extérieure d'une sollicitrice, au cours d'un contact trophallactique. En effet, c'est le secteur antennaire riche en cônes olfactifs et en sensilles de toutes sortes, qui se porte dans l'espace intermandibulaire de la sollicitée; c'est-à-dire dans une zone très attrac-

tive, puisqu'elle se trouve au-dessus de la jonction des langues, où passent les régurgitations de substances liquides. En même temps, les contacts successifs de l'antenne extérieure de la solliciteuse avec l'antenne, puis le labre, les galea et les lacinia de la sollicitée, stimulent fortement cette dernière qui répond par des rabattements d'une ou de ses deux antennes à la jonction mandibulaire. Il semble que les « *sensilla trichodea* » munis d'un long flagelle, situés sur les articles proximaux des antennes, le labre, les galea et les lacinia des maxilles, jouent un rôle essentiel dans la réception de ces stimulations. Il n'est pas douteux que ces dernières sont à l'origine de courants d'action. Mais, on n'arrivera à éclaircir le rôle exact de chaque type de sensilles que lorsqu'ils pourront être stimulés individuellement. Nous espérons que l'évolution des techniques d'électrophysiologie nous permettra de mener ce travail à bien.

CHAPITRE IX

RAPPORTS ENTRE LES DIFFERENTS ELEMENTS D'UNE SOCIETE DE GUEPES

I. — RAPPORTS DE LA FONDATRICE AVEC LES OUVRIERES

La fondatrice est l'élément prépondérant de la société de Guêpes, comme la reine de tous les Insectes sociaux. C'est incontestablement l'individu alpha autour duquel s'organisent les activités des ouvrières. Durant les mois de mai-juin, après les premières éclosions d'ouvrières, elle ne sort plus du nid et se consacre en grande partie à la ponte. Elle reste très attractive, jusqu'à une période qui coïncide avec l'apparition des ouvrières pondeuses (première moitié du mois de septembre). Ce problème étant traité dans un autre mémoire (MONTAGNER, 1966), nous n'examinerons que les rapports trophallactiques entre les deux castes. Il faut alors distinguer deux périodes : celle où la fondatrice est très dominante, celle où elle doit solliciter sa nourriture comme une simple ouvrière.

1. — LA FONDATRICE EST TRÈS DOMINANTE

Elle tire son approvisionnement de deux sources différentes. *Elle sollicite activement les larves* (tableau 9); en revanche, elle les alimente peu (tableau 10), sauf lorsqu'elle est bien nourrie par les ouvrières. *Elle se fait nourrir passivement par les ouvrières.*

Les ouvrières recherchent le contact avec la fondatrice, quel que soit leur niveau de dominance. Il n'est pas rare de les voir régurgiter spontanément en arrivant près de la fondatrice. Pendant

Radioactivité de la nourriture $A_0 = 0,0445$ mc. le 18-9-1963	Radioactivité de la fondatrice, mise en présence de larves radioactives et laissée sans nourriture	Radioactivité des larves en fonction de leur taille	
		Taille	Radioactivité
le 19-9-1963 $A_1 = 0,027$ mc.	320	1,2	420
		1,2	370
		1,2	470
		1,1	370
		1,1	400
		0,8	170
		0,8	190
		0,9	270
		0,9	270
		1	310
		0,9	250
		0,9	270
		1,2	420
		1	320

TABLEAU 9. — Exemple d'approvisionnement de la fondatrice sur les larves, pendant 24 h.

La fondatrice est mise dans une cagette au contact de larves, rendues radioactives auparavant par des ouvrières.

Les résultats sont exprimés en c.p.s. nets.

Radioactivité de la nourriture $A_0 = 0,0445$ mc. le 18-9-1963	Radioactivité de la fondatrice, en présence de nourriture marquée	Radioactivité des larves en fonction de leur taille	
		Taille	Radioactivité
$A_1 = 0,0267$ mc.	150	1,2	40
		1,2	50
		1	40
		1	30
		0,9	30
15 larves n'ont pas été contaminées			

TABLEAU 10. — Approvisionnement des larves par la fondatrice. La fondatrice est introduite dans une cagette contenant un rayon avec des larves. La nourriture dont elle dispose a été marquée auparavant au moyen de 198 Au .

que celle-ci prend les régurgitations de l'ouvrière, elle reste passive : ses antennes sont horizontales et ne répondent pas aux battements antennaires de l'ouvrière. C'est la fondatrice qui dissocie, le plus souvent, le contact trophallactique, en rompant le pont de substances régurgitées par une de ses pattes ou une antenne, ou en se retirant, sans répondre aux déplacements antennaires de sa partenaire. Mais, si la fondatrice épuise totalement le jabot de l'ouvrière, celle-ci la sollicite activement, et obtient souvent une régurgitation à son tour : c'est un comportement qui se produit souvent lorsque la fondatrice s'est fait nourrir par une ouvrière très dominante. Dans ce cas, il y a donc une double régurgitation : spontanément de l'ouvrière à la fondatrice, sans que celle-ci ait sollicité l'autre ; de la fondatrice à l'ouvrière, sous l'effet des stimulations antennaires et des mordillements de celle-ci.

Les *ouvrières pondeuses* ne participent pas à l'approvisionnement de la fondatrice. Elles ne sont en effet presque jamais à son contact, car leurs ovaires se sont précisément développés sur des rayons peu ou pas du tout fréquentés par elle (MONTAGNER, 1963, 1966). Lorsqu'une telle rencontre se produit, la fondatrice manifeste spontanément une « dominance-agressivité » très marquée sur l'ouvrière pondeuse. Ce comportement se rapproche des observations de PARDI (1948) dans les sociétés polygynes de *Polistes*. La fondatrice peut sectionner une aile ou des tarses de sa partenaire et même l'expulser du rayon où elle se trouve. Il est pourtant rare que la fondatrice manifeste un tel comportement en face des autres ouvrières. Nous n'avons pas pu expliquer les causes de cette agressivité sur les ouvrières pondeuses. En effet, comment la fondatrice peut-elle reconnaître ces dernières parmi les autres ? Nous avons effectué plusieurs centaines de coupes histologiques sur des ouvrières qui présentaient des développements ovariens différents. Le tissu glandulaire sous-cutané ou péri-intestinal ne montre pas de grosses variations. Seules, les glandes monocellulaires sous cutanées, que nous avons mentionnées dans le chapitre IV, semblent plus développées chez les ouvrières pondeuses. Après BORDAS (1908), nous avons pu constater que ces organes débouchaient à la surface de la cuticule abdominale par un fin canalicule. Dès lors, il est possible que le fonctionnement de ces glandes soit en rapport avec le développement ovarien de l'ouvrière. Leur contenu doit être déversé à la surface de la cuticule, ce qui permettrait leur reconnaissance par les autres ouvrières et surtout la fondatrice.

C'est la seule hypothèse que nous pouvons formuler dans l'état actuel de nos recherches. En effet, les ouvrières pondeuses ne se signalent pas par des comportements très particuliers. Nous avons même vu qu'elles ne sont pas toujours les plus dominantes dans un groupe d'ouvrières. Il est donc probable que c'est une différence

d'odeurs entre les ouvrières pondeuses et les autres qui permet à la fondatrice de les différencier.

En tout cas, dans un groupe de Guêpes prélevées dans un nid actif, nous n'avons jamais observé d'ouvrières capables d'imposer leur dominance à la fondatrice, quel que soit leur niveau de dominance par rapport aux autres. Lorsque la fondatrice sollicite leurs régurgitations, elle utilise rarement des stimulations antennaires. Elle amène ses mandibules au contact de celles d'une ouvrière très attractive par le contenu de son jabot et obtient presque toujours une régurgitation. Au cours de la trophallaxie, l'ouvrière sollicitée recherche très souvent des contacts antennaires avec elle. Mais elle n'y répond que rarement. Si la fondatrice manque de nourriture, elle peut vider complètement le jabot de l'ouvrière sollicitée, sans tenir compte de ses signaux antennaires, qui annoncent habituellement la rupture. Lorsque les réserves de l'ouvrière sont épuisées, elle peut même manifester sur elle une « dominance-agressivité », du même type que celle qui caractérise un contact trophallactique entre une ouvrière très dominante et une partenaire dominée qui ne possède plus de réserves.

Dans le nid, la fondatrice n'a donc aucune difficulté à se faire nourrir: elle obtient aussi bien les régurgitations des larves que celles des ouvrières.

2. — LA DOMINANCE DE LA FONDATRICE EST FAIBLE

En automne, la dominance de la fondatrice peut régresser fortement. Elle perd son rang alpha. En même temps, les ouvrières dominantes l'attaquent de plus en plus souvent et finissent par l'expulser, la mutiler ou même la mettre à mort. C'est ce qui se produit souvent au moment de l'apparition des fondatrices filles qui perturbent l'ordre des dominances préétablies, et qui, nous l'avons vu, provoquent une grande excitation parmi les ouvrières.

CONCLUSION

La fondatrice est donc l'élément qui possède incontestablement le rang le plus élevé dans l'échelle sociale. Il est difficile d'en découvrir le déterminisme: il est probable qu'il est d'origine ovarienne, mais encore faudra-t-il trouver la substance qui en est responsable! De toutes façons, la fondatrice garde sa dominance élevée jusqu'à l'apparition des mâles et des fondatrices filles en automne. A ce moment, elle doit solliciter sa nourriture comme une simple ouvrière,

en assurant les stimulations habituelles. Dans tous les autres cas, elle se fait nourrir passivement par les ouvrières.

II. — RAPPORTS DES MALES AVEC LES OUVRIERES

En 1895, JANET avait noté que, chez les Guêpes, les mâles savaient parfaitement prendre une part des boulettes nutritives apportées par les ouvrières et même leur faire régurgiter de la nourriture liquide. Nous avons étudié les relations entre ces deux types d'individus, au moyen de films et de marquages de la nourriture par 198 Au.

A. — ALIMENTATION DES MALES PAR LES OUVRIERES

Nous avons réalisé deux séries d'expériences. Dans une série *A*, nous avons séparé un lot de mâles et un lot d'ouvrières par une cloison perforée, en plexiglas: nous avons introduit la nourriture marquée dans le compartiment de ces dernières. Dans une série *B*, nous avons mis des mâles avec des ouvrières radioactives qui venaient de s'alimenter, sans aucune source de nourriture. Les résultats sont consignés dans les tableaux 11 et 12.

Dans la série *A* (tableau 11), il apparaît que lorsque les mâles sont séparés des ouvrières par une cloison transparente et perforée, ils sont très peu nourris (environ 11 %) ou même ne le sont pas, bien que les ouvrières soient en présence de nourriture abondante. Les ouvrières ne sont donc pas attirées par les mâles.

Dans la série *B* (tableau 12), tous les mâles ne sont pas nourris, mais une bonne proportion (42 %) est devenue radioactive au contact même des ouvrières. Ils sont donc capables d'obtenir les régurgitations des ouvrières, à condition d'être mis à leur contact. Une troisième série d'expérience avait été constituée, dans les mêmes conditions que la précédente, avec des mâles provenant de nids étrangers aux ouvrières: aucun d'entre eux n'a été contaminé.

Il apparaît donc que, en petits groupes et quelles que soient les conditions d'expériences, les mâles sont très négligés par les ouvrières, même s'ils sont issus du même nid. Cependant, ils restent très capables, dans une certaine mesure, d'obtenir des régurgitations de nourriture liquide par les ouvrières, ainsi que l'avait vu JANET, à condition d'appartenir à la même société.

B. — ALIMENTATION DES OUVRIERES PAR LES MALES

Les ouvrières et les mâles mis en expérience étaient de la même origine que ceux de la série *B* précédente. Seuls, les mâles avaient mangé auparavant. Au bout de 24 heures d'expérience, les résultats ont été ceux consignés dans le tableau 13.

DÉPART DE L'EXPÉRIENCE: Jeudi 13 septembre 1962. $A_0 = 0,046$ mc.

RÉSULTATS: Vendredi 14 septembre 1962. $A_1 = 0,033$ mc.

	OUVRIÈRES <i>P. germanica</i>	MALES <i>P. germanica</i> DU MÊME NID
<i>Première cagette.</i>	3 180	80
	1 200	50
	1 700	10
	2 780	7 mâles = 0
	3 200 M = 2 450	
	3 080	
	2 330	
	1 870	
	2 460	
	2 650	

DÉPART DE L'EXPÉRIENCE: Vendredi 14 septembre à 23 h. $A_0 = 0,022$ mc.

RÉSULTATS: Lundi 17 septembre à 9 h. $A_1 = 0,0075$ mc.

(Bruit de fond = 100 c.p.s.).

	OUVRIÈRES <i>P. vulgaris</i>	MALES <i>P. vulgaris</i> DU MÊME NID
<i>Deuxième cagette.</i>	360	Les 10 mâles = 0
	460	
	360 M = 380	
	260	
	460	
<i>Troisième cagette.</i>	260	14 mâles = 0 15 » = 40
	360	
	210	
	230	
	260 M = 520	
	260	
	360	
	410	
	660	
	310	

TABLEAU 11. — Approvisionnement des mâles par les ouvrières. Les ouvrières et les mâles sont séparés par une grille perforée. Seules, les ouvrières sont en présence de nourriture marquée.

Il peut donc y avoir trophallaxie dans le sens mâles-ouvrières, mais elle est toujours très réduite. Les mâles ne prennent que la nourriture qui leur est nécessaire: ils n'en stockent pas, en vue d'échanges trophallactiques qu'ils n'acquièrent jamais de façon parfaite.

DÉPART DE L'EXPÉRIENCE: Jeudi 13 septembre 1962. $A_0 = 0,046$ mc.

RÉSULTATS: Vendredi 14 septembre 1962. $A_1 = 0,033$ mc.

	OUVRIÈRES <i>P. vulgaris</i>	MALES <i>P. vulgaris</i>
<i>Première cage.</i>	1 740	1 160
	1 280	20
	2 370	600
	1 300	300
	1 500 M = 1 557	20 M = 150
	1 780	
	930	9 mâles = 0

DÉPART DE L'EXPÉRIENCE: Mercredi 19 septembre 1962 à 15 h. $A_0 = 0,0125$ mc.

RÉSULTATS: Jeudi 20 septembre 1962 à 15 h. $A_1 = 0,0090$ mc.

(Bruit de fond = 100 c.p.s.).

<i>Deuxième cage.</i>	360	0
	310	30
	360	10
	260	20
	360	0
	610	0
	110	0
	760	10
	860 M = 408	0
	410	160
	240	M = 23
	260	
	410	
	560	
	240	
<i>Troisième cage.</i>	360	0
	200	60
	200	0
	340	30
	130 M = 275	0 M = 15
	210	0
	410	0
	180	30
	260	20
	460	

TABLEAU 12. — Approvisionnement des mâles par les ouvrières. Les ouvrières et les mâles sont mis ensemble. Ils proviennent du même nid. Seules, les ouvrières ont été rendues radioactives auparavant.

DÉPART DES EXPÉRIENCES: Dimanche 16 septembre 1962 à 12 h. $A_0 = 0,0093$ mc.

RÉSULTATS: Lundi 17 septembre 1962 à 10 h. $A_1 = 0,0075$ mc.

	MALES <i>P. vulgaris</i>	OUVRIÈRES <i>P. vulgaris</i>
<i>Première cagette.</i>	100 700 160 70 210 M = 186 210 100 110 20	1 ♀ : 50 5 ouvrières <i>vulgaris</i> du même nid = 0.
<i>Deuxième cagette.</i>	150 70 150 110 70 M = 95 100 90 90 100 120	30 0 0 0 20
<i>Troisième cagette.</i>	200 300 330 0 350 170 200 M = 273 60 140 530 330 430 530 260	20 20 20 10 30 6 ouvrières = 0.

TABLEAU 13. — Approvisionnement des ouvrières par des mâles. Des mâles *P. vulgaris* rendus radioactifs auparavant sont mis en présence d'ouvrières, sans source de nourriture. (Bruit de fond = 100 c.p.s.)

C. — MECANISME DES COMPORTEMENTS TROPHALLACTIQUES ENTRE MALES ET OUVRIERES

Après l'examen des tableaux précédents, nous avons examiné, au moyen de films cinématographiques, les comportements trophallactiques entre ces deux catégories d'individus. Les mâles sont très peu nourris par les ouvrières pour trois sortes de raisons :

1. — LA FORME ET LA POSTURE DES ANTENNES DES MALES

a) *Les antennes sont trop longues.* C'est la raison principale pour laquelle les mâles ne peuvent pas assurer les stimulations antennaires précises qui assurent l'établissement et la continuité des contacts trophallactiques complexes que nous avons décrits chez les ouvrières. Leurs antennes sont animées de battements sans ordre, beaucoup plus lents que chez les ouvrières et nullement adaptés à la stimulation des pièces buccales ou des antennes et des palpes, de l'ouvrière sollicitée (fig. 63).



Fig. 63. — Sollicitation d'une jeune ouvrière (s) par un mâle (M), reconnaissable à ses longues antennes (A).

Fig. 64. — Agression d'une jeune ouvrière (s) par un mâle affamé (M).

b) *Elles ne se courbent pas comme celles des ouvrières.* Ceci peut s'expliquer par la répartition et le nombre des *sensilla basiconica*. En effet, nous avons constaté, après VÖGEL (1920), que les grands cônes olfactifs ne sont pas aussi denses que chez les ouvrières et surtout qu'ils ne sont pas répartis sur un secteur précis comme

chez ces dernières. Ils sont en effet localisés de place en place, tout autour de la surface externe des segments antennaires (fig. 62). Leur excitation ne provoque donc pas de courbure comme celle qui permet à l'ouvrière d'amener au voisinage ou au contact de la régurgitation le secteur antennaire le plus riche en récepteurs olfactifs. Cette répartition éparsée des sensilles sur l'antenne du mâle vient confirmer notre hypothèse, selon laquelle la courbure de l'antenne extérieure de l'ouvrière solliciteuse est en rapport avec la localisation sectorielle de ses principaux récepteurs olfactifs.

2. — LA SOLLICITATION MANDIBULAIRE DU MÂLE

Après les constatations précédentes, il n'est pas étonnant que les mâles soient négligés par les ouvrières. Comme ils ne savent pas assurer les stimulations antennaires classiques, leur sollicitation est essentiellement mandibulaire: sans aucun préliminaire, ils attaquent véritablement les ouvrières qu'ils rencontrent. Ils mettent leurs mandibules au contact des leurs et les animent de mouvements de tenaille, tout en les agrippant sur le thorax et l'abdomen par une ou deux pattes (fig. 64).

Cette sollicitation n'est efficace que si la partenaire est une jeune ouvrière, sans niveau social bien déterminé, ou une ouvrière gavée et très bas dans l'échelle sociale. Mais, à partir du moment où le niveau de dominance de l'ouvrière sollicitée s'est différencié, c'est le mâle qui doit subir ses manifestations de dominance, qui sont de deux sortes:

1. L'ouvrière se contente de répliquer aux mordillements et aux mouvements de pattes du mâle par des réactions identiques ou encore plus accentuées. L'exaspération de ce comportement conduit l'ouvrière à monter sur le mâle, à l'agripper fortement et à lui mordre les ailes ou les pattes: des amputations de ces organes sont alors fréquentes (la fig. 65 montre deux exemples de ces agressions: les mâles sont reconnaissables par la coloration plus sombre de leur abdomen).

2. L'ouvrière réplique à la sollicitation mandibulaire du mâle en le sollicitant à son tour; elle obtient alors souvent des régurgitations. Mais, il est curieux de constater qu'elle ne prolonge pas la sollicitation. Il semble que ce comportement soit davantage une manifestation de dominance qu'une sollicitation de nourriture proprement dite.

3. — LES CONSÉQUENCES DE LA SOLLICITATION MANDIBULAIRE DU MÂLE

a) *L'intercalation des mâles dans les contacts trophallactiques.*

Il est fréquent de voir les mâles s'intercaler dans des contacts trophallactiques entre deux ou plusieurs ouvrières, alors que de

nombreuses stimulations antennaires retiennent l'ouvrière sollicitée. Ils profitent de cette continuité pour prendre une partie des régurgitations de la donneuse. Celle-ci continue à régurgiter tant que les stimulations des autres ouvrières restent appropriées en structure et en durée. Lorsque le mâle manifeste une trop grande avidité, il brise le contact trophallactique et doit alors subir les manifestations d'agressivité des ouvrières solliciteuses.

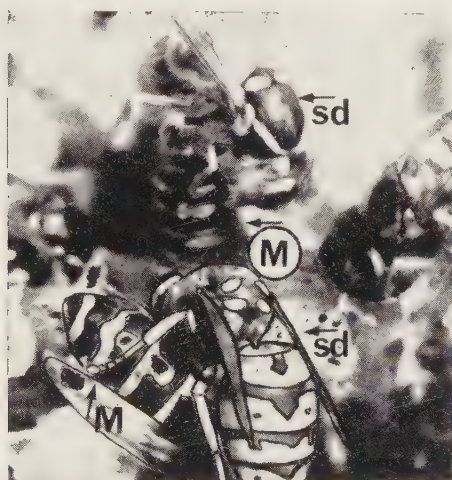


Fig. 65. — Ouvrières (sd), venant d'être sollicitées chacune par un mâle (M), et répliquant par des manifestations d'agressivité.

b) *Alimentation des mâles en présence de couvain et d'ouvrières.*

Après avoir étudié ces relations entre mâles et ouvrières, nous nous sommes demandés si les premiers ne s'approvisionnaient pas à une autre source de nourriture. Devant leur insistance à solliciter souvent les régurgitations larvaires, nous avons essayé de préciser la valeur qu'il fallait accorder à ce comportement. Nous avons réalisé les expériences suivantes :

Un fragment de rayon contenant des larves d'ouvrières fut introduit avec de la nourriture marquée dans une cagette simple, où se trouvaient des ouvrières et des mâles issus de nids d'automne assez avancés. Après 24 heures d'expériences, les comptages ont donné les résultats consignés dans le tableau 14.

Nous avons montré (MONTAGNER, 1964 c) que les mâles des nids avancés ne se nourrissent eux mêmes à des sources de nourriture qu'avec beaucoup de difficultés. Il est donc étonnant de constater la forte radioactivité des mâles dans ces conditions d'expériences.

L'observation de leur comportement, en présence du couvain larvaire, fournit une explication simple à cette forte radioactivité. La plupart restant groupés sur le fragment de rayon, il est alors fréquent de les voir solliciter les régurgitations larvaires, sans que les nourrices paraissent perturbées dans leurs activités d'appro-

DÉPART DES EXPÉRIENCES: Mardi 18 septembre 1962 à 17 h. $A_0 = 0,0154$ mc.

RÉSULTATS: Mercredi 19 septembre 1962 à 17 h. $A_1 = 0,0125$ mc.

	OUVRIÈRES <i>P. vulgaris</i>	MALES <i>P. vulgaris</i> ISSUS DU MÊME NID	COUVAIN <i>P. vulgaris</i>
Première cagette.	820	370	6 000
	420	0	
	770	420	
	920	170	
	520	420	
	570	200	
	820	370	
	620 M = 676	570 M = 315	
	670		
	1 020		
	370		
	370		
	470		
	920		
Deuxième cagette.	650	200	6 000
	750	450	
	1 000	300	
	1 000	100	
	600	320	
	650	700	
	1 000	350	
	700 M = 730	700 M = 385	
	550	350	
	900		
	400		
	700		
	500		
	900		
	650		

TABEAU 14. — Approvisionnement des mâles sur les larves rendues radioactives par les ouvrières. Des mâles et des ouvrières *P. vulgaris* sont mis en présence de couvain et disposent d'une nourriture abondante et marquée. (Bruit de fond = 100 c.p.s.)

visionnement des larves. Ainsi, il n'est pas douteux que les larves soient responsables de la forte radioactivité des mâles. D'ailleurs, les mesures individuelles de radioactivité des mâles, après sollicitation d'une ou de plusieurs larves, met incontestablement en évidence le passage de substances régurgitées de celles-ci aux premières.

CONCLUSION

Les mâles sont donc des individus inadaptés au contact trophallactique, à cause d'un handicap morphologique et anatomique indiscutable: leurs antennes trop longues et la répartition éparse et non structurée de leurs récepteurs olfactifs ne leur permettent pas d'acquérir les mécanismes trophallactiques, indispensables pour retenir des ouvrières. Ils ne sont donc nourris par ces dernières que de façon occasionnelle et, seulement, lorsqu'elles sont jeunes ou dominées par la majorité des autres ouvrières. Ils obtiennent leur nourriture de façon originale: ils s'intercalent dans les trophallaxies entre ouvrières et, en bénéficiant de la continuité des stimulations de la ou des solliciteuses, ils prennent une partie des régurgitations de l'ouvrière sollicitée. Sinon, ils exploitent les régurgitations des larves qui sont faciles à déclencher par un léger attouchement de leurs mandibules.

En conséquence, les mâles ne sont pas des individus totalement intégrés dans la vie communautaire. Ils ont toujours le rang le plus bas dans l'échelle sociale et ne sont pas attractifs pour les ouvrières. Dans la société, leur rôle essentiel est de féconder les fondatrices filles.

DISCUSSION ET CONCLUSION

Nous n'avons pas fait de discussion partielle à l'issue de chaque paragraphe, sauf pour l'acquisition des actes trophallactiques. Il eût été trop artificiel de scinder des comportements qui se complètent et dont les effets interfèrent. Nous avons préféré faire une discussion générale qui montre précisément cette interaction.

I. — LES INTERCOMMUNICATIONS

En 1924, VON FRISCH a découvert que les Abeilles se communiquaient des informations remarquablement précises, en dansant sur les rayons de la ruche de façon caractéristique. La précision et la complexité des messages transmis par une butineuse étaient telles que VON FRISCH n'a pas hésité à les considérer comme les composantes d'un véritable langage (Bienensprache). L'expression n'a rien de choquant, si on se réfère, par exemple, à l'analyse systématiques de MOLES (1963) qui la définit et fixe ses limites au niveau « animal ». Ainsi, il est maintenant admis que l'intercommunication entre deux Insectes, sociaux ou non, peut être simple et ne comporter que deux signaux: la présence du stimulus et son absence. C'est le cas du Ver luisant dont la phase lumineuse constitue un

signal positif et la phase obscure un signal négatif. BUSNEL et ses collaborateurs ont étudié de façon précise des signaux acoustiques plus complexes et variés chez divers Orthoptères (un éventail assez large de ces signaux est donné dans un ouvrage récent, datant de 1963). Cependant, depuis VON FRISCH, on n'a pas découvert chez les Invertébrés d'intercommunications aussi compliquées que les danses des Abeilles. On a longtemps soupçonné les battements antennaires de jouer un grand rôle dans la transmission d'informations entre deux Insectes, mais ils n'ont pas été analysés de façon systématique.

Nous avons vu dans ce mémoire comment se déclenchent et se succèdent les déplacements antennaires des ouvrières de Guêpes, lorsqu'elles échangent de la nourriture. Nous allons maintenant faire une synthèse des plus fréquents, en considérant qu'ils sont les éléments constants d'un véritable langage tactile, précédé lui-même d'un langage gestuel qui s'exprime par les postures des Insectes.

A. — LE LANGAGE DE POSTURE

1. *Le signal gestuel vient de l'ouvrière solliciteuse.*

Nous avons vu que, selon sa position sur l'échelle sociale, une ouvrière sollicite sa nourriture en posture érigée ou couchée. La solliciteuse adopte donc au départ du contact une posture qui traduit globalement son rang social et dont le niveau est ainsi reconnu par l'ouvrière sollicitée. C'est un premier signal qui élimine nombre de contacts trophallactiques.

Si la solliciteuse qui aborde la trophallaxie en position érigée manifeste d'emblée un rang social élevé, elle obtiendra toujours le contact avec une ouvrière peu élevée dans l'échelle sociale. En revanche, elle n'obtiendra le contact avec une ouvrière de même rang, ou plus dominante, que si cette dernière possède des réserves dans le jabot. Sinon, les comportements des deux Insectes peuvent être de deux sortes :

La sollicitée ne répond pas aux stimulations de la solliciteuse : ses premières phrases sont négatives ; elles sont constituées de rabattements antennaires entre les 2 paires de mandibules ; elles empêchent ainsi l'établissement et le maintien de tout contact trophallactique. L'ensemble de ces phrases antennaires constitue un signal d'ensemble qui renseigne la solliciteuse sur le refus de régurgiter de sa partenaire. Cela suffit pour que la première n'insiste pas et accepte ce refus.

Si la solliciteuse maintient ses stimulations antennaires, elle déclenche un 2^e type de réponse de la sollicitée : celle-ci refuse encore une fois les contacts antennaires et se retourne contre la première, mordillant ses pièces buccales et l'agrippant sur la tête et le thorax.

Au contraire, la solliciteuse qui aborde le contact trophallactique en position couchée manifeste d'emblée un rang social peu élevé. C'est aussi un signal gestuel qui renseigne globalement sa partenaire sur son niveau social. L'acceptation du contact est conditionné par le degré de réplétion de la sollicitée.

2. Le signal gestuel vient de l'ouvrière sollicitée.

Nous avons vu que, lorsqu'une ouvrière sollicitée n'arrive pas à rompre d'elle-même un contact trophallactique au moyen de signaux antennaires, ses rencontres suivantes portent l'empreinte de cet « échec ». En particulier, elle adopte d'emblée une posture totalement ou partiellement couchée, suivant son niveau préexistant de dominance. Cette posture constitue un signal gestuel qui renseigne aussitôt les autres ouvrières sur son niveau global de dominance. En conséquence, ces dernières vont la solliciter en position érigée ou couchée, suivant leur propre situation sur l'échelle sociale.

En règle générale, les ouvrières signalent à leur partenaire leur niveau global de dominance par les positions qu'elles adoptent au moment de la formation d'un contact trophallactique. Le tableau 15 résume les postures des ouvrières, solliciteuses ou sollicitées, induites par celles qui sont adoptées d'emblée par les partenaires rencontrés.

Posture initiale de l'ouvrière solliciteuse	Posture induite chez l'ouvrière sollicitée		
	Dominance forte	Dominance moyenne	Dominance faible
Érigée: dominance forte.	Érigée	Érigée	Couchée
Couchée: dominance moyenne ou faible.	Érigée	Érigée	Érigée ou couchée
Posture initiale de l'ouvrière sollicitée.		Posture induite chez l'ouvrière solliciteuse	
	Dominance forte	Dominance moyenne	Dominance faible
Érigée: dominance forte ou moyenne.	Érigée, puis couchée	Couchée	Couchée
Couchée: dominance faible.	Érigée	Érigée ou couchée	Couchée

TABEAU 15. — Variations des postures, adoptées par les deux partenaires d'un contact trophallactique, selon leur niveau respectif de dominance.

Ces signaux gestuels sont donc très significatifs, mais ne renseignent pas finement les Insectes sur leurs niveaux physiologiques et psychophysiologiques respectifs. C'est seulement après l'entrée en contact mandibulaire, c'est-à-dire après l'acceptation mutuelle des deux Insectes, que vont apparaître des successions de stimulations et de réponses bien adaptées et précises.

B. — LE LANGAGE TACTILE

La succession des stimulations et des réponses étant analysée dans le texte, nous n'y revenons que pour mieux faire ressortir leur valeur d'intercommunications.

Le schéma général

La solliciteuse est renseignée à tout moment sur l'abondance de la régurgitation que lui fournit la sollicitée par la position de son antenne dite intérieure (elle se courbe contre le pont de substances régurgitées, à l'endroit où les sensilles olfactifs sont en plus grand nombre).

A la diminution de la régurgitation, la solliciteuse, ainsi renseignée, déclenche la stimulation ($S_{AE} \rightarrow s_{lim}$) dont la signification peut être traduite de façon anthropomorphique par: « Je stimule tes éléments tactiles intermandibulaires pour obtenir un renforcement de tes régurgitations. » La sollicitée répond toujours par la phrase ($s_{AG} \rightarrow J_{Md}$): « Je rabats une antenne à la jonction mandibulaire, je recherche le contact sensoriel avec une ou tes deux antennes. » Lorsque les réserves de cette dernière sont en quantité suffisante, cette phrase est suivie de ($s_{AG} \rightarrow Dlat$): « tes stimulations sont suffisantes, je retire mon antenne, je renforce mes régurgitations ». Après la réponse positive de la sollicitée, la solliciteuse ne prolonge pas ses stimulations dans son espace intermandibulaire, elle répond par ($S_{AE} \rightarrow Dext$): « à la suite de tes régurgitations, je cesse mes stimulations, je retire mon antenne ».

Cette succession de phrases existe dans tout contact trophalactique, quels que soient les rapports de dominance des 2 Insectes en présence. Elle est résumée par les fig. 22 et 23.

Diminution des réserves de la sollicitée

La diminution progressive des réserves entreposées dans le jabot de la sollicitée amène une nouvelle succession de phrases dont les principales sont représentées par les fig. 33, 34, 35 et 36.

De la même façon que précédemment, on décrit de façon anthropomorphique les réactions suivantes: la sollicitée déclenche

le message ($s_{AG} \rightarrow J_{Ml}$): « Je veux rompre le contact, mes réserves s'épuisent. » La solliciteuse répond: ($S_{AE} \rightarrow s_{Im}$): « Je désire prolonger le contact, je déclenche des stimulations dans ton espace intermandibulaire, pour obtenir de nouvelles régurgitations. » « Pendant ce temps, je retiens ton antenne active avec l'autre antenne ($S_{Al} \rightarrow s_{Ag}$) » etc.

Ces modifications existent aussi dans tout contact trophallactique, sauf lorsque la solliciteuse est rapidement satisfaite par les régurgitations successives et brise d'elle-même la trophallaxie.

Il est étonnant que l'établissement d'une échelle de dominances ne perturbe, ni la nature, ni l'ordre des phrases qui constituent le contact trophallactique. Il y a seulement des éléments réactionnels supplémentaires, notamment dans le langage de posture. Les principaux sont:

Le renforcement des phrases stimulantes de la solliciteuse dominante par des mouvements de pattes qui retiennent plus facilement la sollicitée et répondent souvent à la phrase de cette dernière ($s_{AG} \rightarrow J_{Ml}$), lorsqu'elle a une signification de rupture. (« Mes réserves sont épuisées, je désire rompre le contact trophallactique. »)

Les mordillements que nous avons déjà examinés plus haut ne sont pas accompagnés de réactions antennaires ajustées: ils correspondent au besoin qu'éprouve l'ouvrière dominante de s'imposer dans la trophallaxie. L'individu dominé accepte le plus souvent ces manifestations de façon passive.

Le langage antennaire de deux ouvrières au cours d'un contact trophallactique leur permet donc de se communiquer, à tout moment, les renseignements suivants:

— Ils connaissent leurs niveaux respectifs de dominance. En conséquence, la succession et la multiplication des contacts trophallactiques renseignent chaque ouvrière sur son propre niveau social par rapport à un nombre d'individus de plus en plus grand.

— L'ouvrière solliciteuse est renseignée sur la quantité et la qualité des réserves entreposées dans le jabot de l'ouvrière sollicitée. La répétition des contacts permet ainsi à chaque individu d'être renseigné sur l'abondance et la nature des approvisionnements de la colonie.

Ces deux facteurs se conjuguent pour orienter l'activité des ouvrières. Celles qui sont dominées et soumises à des agressions constantes dans le nid vont aller chercher leurs sources de nourriture en dehors du nid. Celles qui sont dominantes parviennent, le plus souvent, à obtenir leur nourriture au moyen des contacts trophallactiques. Elles se confinent au nid et se consacrent, en grande partie, à l'approvisionnement des larves et des ouvrières naissantes. Par les trophallaxies successives, elles sauront si le nombre des

pourvoyeuses ou si les sources extérieures de nourriture diminuent. Selon les besoins, elles peuvent alors se transformer en pourvoyeuses.

Dans la société de Guêpes, il se produit ainsi des régulations, dont le mécanisme est essentiellement régi par la durée, la fréquence et le résultat des échanges de nourriture entre tous les individus. Ces échanges sont rendus possibles par des stimulations et des réponses antennaires qui attirent et retiennent les deux partenaires du contact trophallactique.

II. — DEVELOPPEMENT DES CONTACTS TROPHALLACTIQUES DES JEUNES OUVRIERES

L'acquisition de nouveaux comportements, après l'éclosion imaginale, est un phénomène très controversé chez les Invertébrés. Il est admis généralement que, si l'imago n'a pas à la naissance certains comportements qu'il manifeste ensuite de façon plus ou moins complexe, c'est parce que sa maturation physiologique, et, par suite, psychophysiologique, n'est pas terminée. Dans la mesure de nos connaissances actuelles, il est difficile de savoir quand finit une maturation et quels organes et quelles fonctions elle affecte. Le problème nous est posé pour les comportements trophallactiques. L'étude de la trophallaxie des jeunes ouvrières nous a montré, en effet, qu'elles possèdent assez rapidement les mouvements antennaires qui assurent le déclenchement des premières régurgitations de nourriture, à partir de partenaires plus âgées. En revanche, elles ne savent pas répondre parfaitement aux « phrases » de ces dernières. En conséquence, elles ne savent pas maintenir un contact durable. Il semble que ce soit la succession des contacts trophallactiques qui amène les jeunes ouvrières à adapter leurs stimulations et leurs réponses à celles de leur partenaire. Il y aurait donc un apprentissage progressif, « par essais et par erreurs », qui amènerait la jeune à réagir peu à peu, de façon très rapide et précise (au 1/50^e de seconde près), aux mouvements antennaires de l'ouvrière plus âgée.

Pour éliminer au maximum les phénomènes dus à des processus de maturation, nous avons réalisé plusieurs fois l'expérience décrite dans le texte. Nous pensons qu'elle est probante. En effet, les ouvrières que nous avons utilisées sont âgées de 4 jours à la sortie de l'étuve: il est remarquable qu'elles ne savent pas adapter leurs réactions antennaires à celles de partenaires plus âgées, lorsqu'elles sont mises à leur contact. En revanche, nous n'avons jamais vu, dans la société, d'ouvrière âgée de 2 jours qui ne sache pas effectuer les régulations classiques que nous avons décrites.

Nous pensons donc que les phénomènes de maturation jouent un rôle incontestable dans la structure des mouvements antennaires

mis en jeu durant la trophallaxie, mais que l'adaptation précise de ces derniers à ceux de partenaires plus âgées, tant en structure qu'en durée, nécessite des contacts successifs. Il y aurait donc une acquisition progressive par essais et par erreurs: ceci ne préjuge en rien les niveaux physiologiques des jeunes ouvrières durant cette acquisition. Mais c'est un phénomène qui nous préoccupe et qui fera l'objet de prochaines études.

III. — ETABLISSEMENT D'UNE ECHELLE DE DOMINANCES

Nous avons vu comment s'établissent les rapports de dominance dans la société de Guêpes. Nous avons ensuite montré comment ils évoluent. Nous en avons recherché une explication psychophysiologique. Nous pensons qu'après un contact trophallactique positif, c'est-à-dire suivi de régurgitations, le niveau énergétique et psychosomatique de la jeune Guêpe *a* (cf. le texte) qui en a bénéficié, augmente parce qu'un approvisionnement vital vient de lui être fourni par une ouvrière plus élevée dans l'échelle sociale. Dans le même temps, la jeune ouvrière *b*, qui a subi un contact négatif, c'est-à-dire non suivi de régurgitations, doit non seulement subir les manifestations d'agressivité de sa partenaire, mais encore se passer d'un approvisionnement, nécessaire à l'édification et au fonctionnement normal de son organisme. Il en résulte que le niveau énergétique et psychosomatique de la jeune ouvrière *a* est déjà plus élevé que celui de l'ouvrière *b*, après un premier contact trophallactique. Par suite, la succession des contacts positifs de la Guêpe *a* lui donne une vigueur accrue et accentue son niveau énergétique et psychosomatique par rapport à la Guêpe *b* qui aura subi les mordillements des partenaires qu'elle aura sollicitées, et se trouvera avec un jabot vide. La répétition de ces phénomènes détermine l'établissement d'une sorte d'échelle sociale dont les niveaux les plus élevés sont occupés par des ouvrières bien approvisionnées au métabolisme et au niveau psychosomatique élevés. Par leur plus grande vigueur et un état psychologique supérieur, elles dominent celles qui, peu alimentées, ne recherchent pas autant le contact interindividuel et ont une activité plus réduite à l'intérieur de la colonie.

Les jeunes ouvrières reçoivent donc moins de nourriture et ont des contacts sociaux moins nombreux que les plus âgées. En conséquence, elles sont amenées à rechercher d'autres sources de nourriture que les trophallaxies. Ceci explique pourquoi les jeunes sortent très tôt du nid et vont s'approvisionner à l'extérieur, à la différence des Abeilles qui ne deviennent pourvoyeuses que dans la deuxième moitié de leur vie. En rentrant au nid, les jeunes Guêpes se font normalement solliciter par des individus

plus âgés qui conservent ainsi le bénéfice de leur dominance pré-existante grâce à l'obtention de nouveaux contacts. En revanche, les jeunes n'en ont pas bénéficié pendant toute leur absence. Aussi, lorsque leur jabot est vidé de son contenu (contacts trophallactiques ou alimentation des larves), elles n'obtiennent pas davantage de contacts positifs qu'auparavant, à moins de rencontrer des naissantes: dès lors, elles se transforment de nouveau en pourvoyeuses de nourriture. (Il est à noter que la recherche de nourriture à l'extérieur peut s'accompagner de la prise de matériaux de construction). Les jeunes pourvoyeuses conserveront leurs fonctions jusqu'à ce qu'elles arrivent à gagner quelques rangs de dominance par des contacts trophallactiques positifs répétés: ce qui se fait naturellement grâce aux éclosions successives. Elles se confinent alors au nid dans des tâches de nourrices ou de constructrices. La fig. 53 montre bien que cette « répartition des tâches » est labile et que les ouvrières ont des comportements plastiques; elles sont susceptibles de remplir toutes les fonctions, lorsque leur nombre augmente ou diminue, ou lorsque des conditions défavorables surviennent (destruction partielle ou totale de l'involucre, périodes de disette, etc.).

IV. — RELATIONS ENTRE LES DIFFERENTES CASTES

Nous avons vu que la fondatrice était incontestablement l'individu alpha de la société et qu'elle bénéficiait de contacts trophallactiques, sans assurer les phrases stimulantes habituelles. C'est seulement lorsque sa dominance décline qu'elle doit engager des intercommunications tactiles avec les ouvrières. Il n'est pas étonnant de constater cette supériorité de la fondatrice qui est le « *primum movens* » de la colonie. En revanche, nous n'avons pas encore réussi à isoler le facteur (probablement d'ordre olfactif) qui lui permet de conserver le rang alpha. Des expériences similaires à celle de PAIN (1960) ont été réalisées, mais, elles n'ont pas été concluantes. Il ne semble pas y avoir de phéromone comme chez l'Abeille: le cadavre de la fondatrice n'est pas attractif pour les ouvrières, quelle que soit l'évolution de la colonie. Peut-être nous faudra-t-il chercher la substance responsable de sa dominance dans la sécrétion des glandes monocellulaires qui débouchent à la surface extérieure des 5^e et 6^e sternites abdominaux.

Nous avons vu que, si les mâles ne sont pas capables d'obtenir les régurgitations des ouvrières, c'est parce que leurs antennes sont trop longues et dépourvues d'une disposition spécifique de sensilles. Ces derniers sont, en outre, beaucoup moins nombreux que chez les ouvrières ou la fondatrice.

Les relations entre les individus des différentes castes sont donc organisées et hiérarchisées de façon harmonieuse dans la société. Par le jeu des contacts trophallactiques et des régulations sociales, un milieu homéostasique s'établit progressivement et se conserve jusqu'à la mort de la société. C'est justement la dégradation de la hiérarchie sociale qui provoque l'effondrement de cette homéostasie. Ainsi, il apparaît que ce sont les mêmes facteurs (contacts trophallactiques et toutes leurs conséquences) qui donnent naissance et qui font mourir l'équilibre interne de la colonie.

RESUME

Nous avons analysé dans le détail le mécanisme des échanges de nourriture entre deux Insectes, au sein de la société de Guêpes. Puis, nous en avons dégagé les principales conséquences sociales.

Ce travail a été mené à bien grâce à l'utilisation d'un radioisotope de transit: ^{198}Au , en solution colloïdale et de films à grande sensibilité, tournés en vitesse accélérée.

Nous avons passé rapidement en revue les passages spontanés de substances d'un individu à l'autre, sans qu'il y ait un échange d'informations bien structurées.

Les contacts trophallactiques proprement dits ont pu alors être traités avec précision. Ces contacts ne se déroulent pas de façon désordonnée: ils obéissent à des chaînes de stimulations et de réponses assez complexes qui donnent lieu à des intercommunications tactiles et olfactives indiscutables.

Nous avons d'abord dégagé les facteurs qui permettent l'établissement d'une trophallaxie, en essayant de sérier leur importance respective. Nous avons mis en évidence le rôle essentiel joué par les antennes au moment de la formation d'un contact trophallactique. Les échanges de nourriture ne peuvent se poursuivre que si les deux partenaires établissent et maintiennent entre eux un ensemble de stimulations et de réponses antennaires et palpaire précises et bien adaptées. C'est ainsi que l'ouvrière sollicitée doit constamment assurer, au moyen de son antenne active, la stimulation des éléments buccaux de la sollicitée, qui se trouvent entre et sous ses mandibules. Cette stimulation déclenche ou maintient les régurgitations de la sollicitée qui répond de façon précise par des rabattements d'antennes sur celles de sa partenaire.

C'est de l'équilibre « stimulations-réponses » que dépend la poursuite du contact trophallactique. Il est lui-même fonction de la quantité de réserves entreposées dans le jabot de l'ouvrière sollicitée et de l'évolution de la dominance de contact entre les deux partenaires.

Il se produit ainsi tout un réseau d'intercommunications gestuelles et tactiles qui renseignent à tout moment les Guêpes sur leur degré de réplétion, et, par suite, sur les réserves globales de la société et leur niveau respectif de dominance.

L'étude histologique des antennes d'ouvrières a permis de mettre en relation la répartition des sensilles olfactifs et tactiles avec les déplacements antennaires, au cours du contact trophallactique.

La structure des déplacements antennaires que l'on observe au cours d'un contact trophallactique semble être innée. En revanche, l'ouvrière naissante ne sait pas répondre parfaitement aux stimulations ou aux réponses d'une partenaire plus âgée, selon qu'elle est sollicituse ou sollicitée. En outre, ses déplacements antennaires n'ont pas la précision des ouvrières âgées de plus de deux jours. Le jeune imago acquiert progressivement toutes ces régulations, au cours des contacts trophallactiques successifs.

Les échanges de messages antennaires au cours de la trophallaxie favorisent progressivement l'établissement d'une échelle de dominances dont la direction et les niveaux dépendent de l'efficacité des stimulations et des réponses de chaque partenaire. Les niveaux les plus élevés sont occupés par des ouvrières qui ont obtenu, depuis leur éclosion imaginale, le plus grand nombre de contacts trophallactiques positifs ; c'est-à-dire, celles qui ont le plus souvent imposé leurs sollicitations aux ouvrières rencontrées et qui ont obtenu des régurgitations sous l'effet de stimulations antennaires précises en structure et en durée. L'exaspération de ce type de dominance, que nous avons appelée « dominance de contact » amène l'ouvrière sollicituse à adopter un comportement agressif vis-à-vis de sa partenaire, lorsque celle-ci refuse de régurgiter.

L'établissement d'une échelle de dominances a des conséquences importantes sur la coordination de la vie sociale : elle conditionne, en particulier, la répartition des tâches au sein du même groupe. En raison même des fluctuations des rapports de dominance entre deux ouvrières, la répartition des tâches n'est jamais ordonnée, de façon constante, en fonction de l'âge, comme cela se passe chez les Abeilles.

La perturbation de l'échelle des dominances par la naissance des fondatrices filles en automne amène des luttes interindividuelles qui peuvent se traduire par des mutilations ou la mort. C'est certainement un des facteurs qui expliquent la désagrégation de la société annuelle de Guêpes. D'ailleurs, un de ces combats peut se terminer par la mort de la vieille fondatrice.

Cette dernière est incontestablement l'individu alpha très attractif du nid de Guêpes jusqu'à l'automne. Aussi, se fait-elle nourrir passivement par les ouvrières. Puis, elle doit solliciter sa nourriture

comme une simple ouvrière, lorsque les sources de provende deviennent rares ou lorsque sa dominance décline.

Les mâles sont des individus anatomiquement et morphologiquement inadaptés aux contacts sensoriels de la trophallaxie. Ils obtiennent leur nourriture en s'intercalant dans des trophallaxies entre ouvrières, où ils peuvent bénéficier des stimulations antennaires continues d'une ou de plusieurs solliciteuses. En outre, ils sollicitent les régurgitations des larves qui sont faciles à déclencher.

L'organisation du nid de Guêpes dépend donc en grande partie de l'efficacité des stimulations antennaires, olfactives et tactiles, qui sont les composantes d'une véritable intercommunication. Ils déterminent des réponses bien adaptées à l'acceptation d'un contact ou à un refus. Une perturbation dans les relations trophallactiques modifie aussi le comportement de tous les autres membres de la société, des ouvrières à la fondatrice. D'ailleurs, l'apparition des mâles et des fondatrices filles en automne constitue un profond déséquilibre social qui se marque aussitôt dans les relations trophallactiques, dont les perturbations constituent le signe avant-coureur de la mort de la société.

SUMMARY

A study has been made of the mechanism of the food transmission between two wasps, within the nest. The main social consequences have been clearing out.

This work has been carrying out, by means of a radioisotope (^{198}Au in colloidal suspension of metallic gold), and films of a high sensibility, used at a speed of 64 frames per second.

First, we have rapidly treated the spontaneous transmission of fluid substances between two or several workers, where no well « construed » sensory informations occur.

Then, we have analysed in details the trophallactic contacts, as we definite them in the introduction of this work. These contacts are never confused; they are made with complicated stimulations and responses, which give rise to tactile and olfactive intercommunications.

Experiments have been carrying out to investigate the part played by the different stimuli which release the beginning of a trophallactic contact. We make evident that the antennae of both workers play the most important part, at the very moment of the establishment of the mandibular contact. Vision is of low impor-

tance, but the scent of the body is accountable of the inter-attraction which precedes the so-called trophallaxis.

The transmission of food can be continued but when both workers establish and keep each other antennal and palpal stimulations and responses, which must be accurate and suitable. For instance, the begging worker must always stimulate, with its active antenna, the tactile receptors which lie on the mouth-parts of the begged one. This stimulation provokes the regurgitations of food from the last one. Moreover, the begged worker « answer » the stimulation by putting down its antennae close to the other's ones.

The continuity of the trophallactic contact depends on the equilibrium:

Stimulations of the begging worker

Responses of the begged worker

This last depends itself on the quantities of food, stored in the crop of the two wasps, and on the evolution of their « dominance ».

The structure of the antennal movements, which we can see during a trophallactic contact, is innate. On the contrary, the newly emerged workers are not able to « answer » perfectly the stimulations or « answers » of an older partner, according it is begged or begging. Besides, the antennal movements of the young imago never have the accuracy of the two days old (or more) workers. It obtains gradually these regulations, during the succession of its trophallactic contacts.

The exchange of antennal informations during the trophallaxis explain the establishment of a dominance scale, the direction and the levels of which depend on the efficiency of the stimulations and answers of each wasp. The higher levels are taking up by the workers which have obtained most often « positive trophallactic contacts », since their emergence. Thus, we mean the workers which have imposed most often their stimulations to the others workers they have met. Consequently, the former have obtained, in every case, regurgitations of fluids from the latter. We have called that sort of dominance: « contact-dominance ». The increase of that behaviour causes the begging worker to adopt a vicious behaviour against the begged worker, when this one refuses to regurgitate.

Important consequences on the social life result from the establishment of a dominance scale. Especially, this fact influences the division of labour, within the nest. Because of the fluctuations of the dominance scale, the division of labour among the workers is scarcely ever stable, and does not depend necessarily on the biological age, as for bees. Therefore, a social age has been defined.

When the new queens make their appearance in autumn, they disturb the dominance scale, pre-established by the workers, especially because of their greater weight. We have showed that many

fight appear during that period among workers, which lead to mutilations of wings and legs, or death of a great number. This fact contributes to explain why the annual colony of wasps disaggregates in autumn. Moreover, the old queen may be killed during one fight.

The old queen is always the individual alpha in the wasps society, from spring to autumn. So, it is well fed, without any difficulty, in a passive manner, by the workers. However, it must beg its food like the workers, as soon as its dominance decreases or the supply of food becomes less and less abundant.

The males are not adapted to the sensory contacts of the trophallaxis, because of the particular anatomy and morphology of their antennae. They get their food from two main ways:

— They intercalate themselves in trophallactic contacts between the workers. Thus, they obtain some part of the food regurgitated by the begged worker, in response to the stimulations of the begging one ;

— They stimulate the larvae which always expell a drop of fluid, in response to any slight mechanical stimulus.

Therefore, the social organization of the wasps' nest depends mainly on the efficiency of the olfactive and tactile stimulations which take place during the trophallactic contacts. Thus, the stimulations of the begging wasp set up a certain basis for intercommunications. They are followed by well-adapted responses from the begged one, the meaning of which may be an acceptation or a refusal of the contact. A general disturbance in trophallactic contacts modify the behaviour of the whole society. Thus, the emergence of the males and the young queens in autumn establish a strong disturbance in the trophallactic contacts, because they do not beg their food like the workers and disturb the dominance scale among the last ones. This fact is accountable of the beginning of the disaggregation of wasps' social life.

Faculté des Sciences.

Laboratoire de Psychophysiologie.

42, avenue de la Libération, Nancy.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLEE (W.C.), 1931. — *Animal aggregation. A study in general sociology.* — Chicago, University of Chicago Press, 431 p. — 1942. — Social dominance and subordination among vertebrates. — *Biol. Symposia*, 8, pp. 139-162. — 1952. — Dominance and hierarchy in societies of vertebrates. — C.N.R.S., Paris (mars 1950). — *Structure et physiologie des sociétés animales*, pp. 157-181.

- BOISTEL (J.), 1957. — Caractéristiques fonctionnelles des fibres nerveuses et des récepteurs tactiles et olfactifs des Insectes. — *Thèse*, Fac. des Sc., Paris, 147 p.
- BORDAS (M.L.), 1908. — Les glandes cutanées de quelques Vespides. — *Bull. Soc. Zool.*, 33, pp. 59-64.
- BRIAN (M.V.) et BRIAN (A.D.), 1952. — The wasp *Vespula silvestris* Scopoli: feeding, foraging and colony development. — *Trans. Roy. entom. Soc. London*, 103, pp. 1-26.
- BUSNEL (R.G.), 1963. — *Acoustic behaviour of animals* (Ed. BUSNEL): Examples of the application of electro-acoustic techniques to the measurement of certain behaviour patterns, 4, pp. 54-65; On certain aspects of animal acoustic signals, 5, pp. 69-111.
- COURTOIS (G.) et LECOMTE (J.), 1958. — Sur un procédé de marquage des Abeilles butineuses au moyen d'un radioisotope. — *C.R. Acad. Sc.*, 247, pp. 147-149.
- DELEURANCE (Ed. Ph.), 1952 a. — Le polymorphisme social et son déterminisme chez les Guêpes. — In *Structure et physiologie des sociétés animales*. C.N.R.S., Paris (mars 1950), pp. 141-155. — 1952 b. — Discussion, à la suite de la communication de PARDI (1952): Dominazione e gerarchia in alcuni Invertebrati. — *Ibid.*, pp. 183-197.
- DELVERT-SALLERON (F.), 1963. — Etude au moyen de radioisotopes des échanges de nourriture entre reines, mâles et ouvrières d'*Apis mellifica*. — *Ann. Abeille*, 6, pp. 201-227.
- FABRE (J.H.), 1879-1903. — *Souvenirs entomologiques*, 10 vol., Paris (Edition illustrée, 1920-1924), Delagrave.
- FOREL (A.), 1910. — *Das Sinnesleben der Insekten* (1909). — München, Reinhardt, 393 p.
- FREE (J.B.), 1956. — A study of the stimuli which release the food begging and offering responses of worker honeybees. — *Brit. J. Anim. Behav.*, 4, pp. 94-101. — 1958. — The transmission of food between workers honeybees. — *Ibid.*, 5, pp. 41-47.
- FRIßCH (K. Von), 1919. — Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. — *Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. und Phys.*, 37, pp. 1-238. — 1921. — Über den Sitz des Geruchssinnes bei Insekten. — *Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. und Phys.*, 38, pp. 1-68. — 1959. — *Vie et Mœurs des Abeilles* (6^e édition), Paris, Albin Michel, 236 p.
- GAUL (A.T.), 1948. — The distribution of labor in the colonies of Hornets and Yellow Jackets. — *Bull. Brooklyn ent. Soc.*, 43, pp. 73-79.
- GERVET (J.), 1962. — Etude de l'effet de groupe sur la ponte dans la société polygyne de *Polistes gallicus*. — *Ins. Soc.*, 9, pp. 231-263. — 1964. — La ponte et sa régulation dans la société polygyne de *Polistes gallicus* L. — *Annales des Sci. nat.*, Zool. ani., 11^e série, vol. 6, pp. 601-778.
- GRASSÉ (P.-P.), 1952. — Le fait social: ses critères biologiques, ses limites. — *Structure et physiologie des sociétés animales*, C.N.R.S., Paris (mars 1950), pp. 7-17. — 1960. — Les régulations automatiques du comportement collectif des Insectes sociaux et la stigmergie. — *Journ. Psychol. norm. et pathol.*, 1, pp. 1-10.
- GRASSÉ (P.-P.) et CHAUVIN (R.), 1944. — L'effet de groupe et la survie des neutres dans les sociétés d'Insectes. — *Rev. Scient.*, 82, pp. 461-464.
- GRASSI (B.) et SANDIAS (A.), 1893. — Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. — *Atti. Acc. Gioen.*, 6, pp. 1-75.
- HAUSER (G.), 1880. — Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchssorgan der Insekten. — *Z. f. wiss. Zool.*, 34, pp. 367-403.
- HEYDE (K.), 1924. — Die Entwicklung der psychischen Fähigkeiten bei Ameisen und ihr Verhalten bei abgeänderten biologischen Bedingungen. — *Biol. Zentrbl.*, 44, pp. 623-654.
- HULL (C.L.), 1942. — Conditioning: Outline of a systematic theory of learning. *Ch. 2*, in « *the Psychology of learning* ». Natl. Soc. Stud. Educ., 41 st Yearbook, Part II, pp. 61-95. — Principles of behavior: New York, Appleton-century-Crofts, pp. 1-2, 126-147, 151-159, 176-183, 410-415, 418-429. — 1950. — Behavior postulates and corollaries; (1949) *Psychol. Rev.*, 57, pp. 173-180. — 1952. — *A behavior system: an introduction to behavior theory concerning the individual organism*. New Haven: Yale Univ. Press., 1-49, 155-159, 163-170.
- JANET (Ch.), 1895. — Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. — *Mem. Soc. Zool. Fr.*, 8, pp. 1-140. — 1903. — *Observations sur les Guêpes*, Paris, 85 p.
- LECOMTE (J.), 1961. — Le comportement agressif des ouvrières d'*Apis mellifica* L. — *Ann. Abeille*, 4, pp. 165-270.
- LE MASNE (G.), 1951. — Echanges de nourriture, trophallaxie et transports mutuels chez les Fourmis. — In GRASSÉ, *Traité de Zoologie*, 10, (2), pp. 1104-1119. — 1953. — Observations sur les relations entre le couvain et les adultes chez les Fourmis. — *Ann. Sci. Nat.*, Zool., 15, pp. 1-56.
- MARCHAL (P.), 1896. — La reproduction et l'évolution des Guêpes sociales. — *Archiv. Zool. Exp. et gén.*, 4, pp. 1-100.

- MASURE (R.) et ALLEE (W.C.), 1934 a. — The social order in flocks of the common chicken and the pigeon. — *Auk*, 51, pp. 306-327. — 1934 b. — Flock organization of the shell parakeet *Melopsittacus undulatus* Shaw. — *Ecology*, 15, pp. 388-398.
- MOLES (A.), 1963. — Animal language and information theory. — In « *Acoustic behaviour of animals* », Ed. Busnel, 6, pp. 112-131.
- MONTAGNER (H.), 1963. — Contribution à l'étude du déterminisme des castes chez les Vespides. — *C.R. Soc. Biol.*, 157, pp. 14-17. — 1964 a. — Instinct et mécanismes stéréotypés chez les Guêpes sociales. — *Psychol. France*, 9, pp. 257-279. — 1964 b. — Comment caractériser le transit intestinal chez les Guêpes sociales. Les conséquences biologiques. — *C.R. Acad. Sc.*, 259, pp. 2016-2019. — 1964 c. — Etude du comportement alimentaire et des relations trophallactiques des mâles au sein de la société de Guêpes. — *Ins. Soc.*, 11, pp. 301-316. — 1966. — L'élevage des larves et le déterminisme des castes dans la société de Guêpes. 2^e thèse. A paraître.
- MONTAGNER (H.) et COURTOIS (G.), 1963. — Données nouvelles sur le comportement alimentaire et les échanges trophallactiques chez les Guêpes sociales. — *C.R. Acad. Sc.*, 256, pp. 4092-4094.
- MURCHISON (C.), 1935. — The experimental measurement of a social hierarchy in *Gallus domesticus*. The direct and inferential measurement of social reflex. — *J. Genet. Psychol.*, 46, pp. 76-102.
- NEWTON (H.C.F.), 1931. — Campaniform organs in honey-bee. — *Quart. J. micr. Sci.*, 74, pp. 647-668.
- PAIN (J.), 1961. — Sur la phéromone des reines d'Abeilles et ses effets physiologiques. — *Ann. Abeille*, vol. 412, pp. 73-152.
- PARDI (L.), 1948. — Dominance order in *Polistes wasps*. — *Phys. Zool.*, 21, pp. 1-13. — 1952. — Dominazione e gerarchia in alcuni Invertebrati. — *Structure et physiologie des sociétés animales*; C.N.R.S., Paris (mars 1950), pp. 183-197.
- RABAUD (E.), 1929. — Phénomène social et sociétés animales. — *Bull. Biol. Fr. Belg.*, 63, pp. 377-388. — 1937. — *Phénomène social et sociétés animales*. — Paris, Alcan, Bibli. Philos. Contempor., 321 p.
- REAUMUR (R.A. de), 1734-1742. — *Mémoire pour servir à l'histoire des Insectes*, 6 vol. Paris.
- RIBBANDS (C.R.) et KALMUS (H.), 1952. — The origin of the odours by which honeybees distinguish their companions. — *Proc. Roy. Soc. B.*, 140, pp. 50-59.
- RICHARDS (A.G.), 1952. — Studies on Arthropod cuticle. VIII : The antennal cuticle of honeybees, with particular reference to the sense plates. — *Biol. Bull.*, 103, p. 201.
- RÖSCH (G.A.), 1925. — Untersuchungen über die Arbeitsteilung im Bienenstaat : I. Die Tätigkeit im normalen Bienenstaat und ihr Beziehungen zum Alter der Arbeitsbienen. — *Z. f. vergl. Phys.*, 2, pp. 571-631. — 1930. — Untersuchungen über Arbeitsteilung im Bienenstaat : II. Die Tätigkeit der Arbeitsbienen unter experimentell veränderten Bedingungen. — *Z. f. vergl. Phys.*, 12, pp. 1-71.
- ROUBAUD (E.), 1916. — Recherches biologiques sur les Guêpes solitaires et sociales d'Afrique. — *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 1, pp. 1-160.
- SANTUARY (W.), 1932. — A study in avian behavior to determine the nature and persistency of the orders of dominance in the domestic fowl and to relate these to certain physiological reactions. — *Thèse*. Library of Massachusetts State College, Amherst.
- SCHJELDERUP-EBBE (T.), 1913. — Hønseses stemme. Bidrag til hønseses psykologi. — *Naturen*, 37, pp. 262-276.
- TAVISTOCK (de), 1929. — *Parrots and parrot-like birds in aviculture*. London : F.V. White and Co.
- VERLAINE (L.), 1932. — *Biol. Abstract*, 6, p. 620.
- VÖGEL (R.), 1920. — Zur Kenntnis des feineren Baues der Geruchsorgane der Wespen und Bienen. — *Z. f. Wiss. Zool.*, 120, pp. 282-324.
- WALLIS (D.I.), 1962. — Behaviour patterns of the ant *Formica fusca*. — *Anim. Behav.*, 10, pp. 105-111.
- WHEELER (W.M.), 1918. — A study of some ant larvae with a consideration of the origin and meaning of the social habits amongs Insects. — *Proc. Amer. Philos. Soc.*, 57, pp. 293-343. — 1928. — *The social Insects*. New York, Harcourt Brace, 378 p.

DEUXIEME THESE

Proposition donnée par la Faculté :
Contribution à l'étude du déterminisme des castes
chez les Guêpes du genre *Vespa*.

Vu et approuvé,
Nancy, le 1^{er} mars 1966.

Le Doyen,

J. AUBRY.

Vu et permis d'imprimer,
Nancy, le 2 mars 1966.

Le Recteur,

Président

du Conseil de l'Université,

P. IMBS.

